Vergleichende Untersuchungen über die tibialen Scolopalorgane einiger Orthopteren

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät der
Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Hermann Friedrich
aus Essen

Marburg 1929

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1929

Vergleichende Untersuchungen über die tibialen Scolopalorgane einiger Orthopteren

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät der
Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Hermann Friedrich
aus Essen

Marburg 1929

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1929

Als Dissertation angenommen am 12. Dezember 1928
Berichterstatter: Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt
Tag der mündlichen Prüfung: 12. Dezember 1928

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus: „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“, Bd. 134, Seite 84

Vergleichende Untersuchungen über die tibialen Scolopalorgane einiger Orthopteren.

Übersicht.

Seite

A. Allgemeiner Teil 85
1. Einleitung 85
2. Material und Methode 87
3. Zur Terminologie 89
B. Spezieller Teil 91
1. Dermaptera, *Forficula auricularia* 91
a) Allgemeines 91
b) Morphologie der Tibia 92
c) Das Scolopalorgan 94
2. Blattidae 96
a) Allgemeines 96
b) Morphologie der Tibia 97
c) Morphologie des Scolopalorgans 99
3. Acridiodea 103
a) Allgemeines 103
b) Morphologie der Tibia 104
c) Morphologie des Scolopalorgans 105
d) Die stiftförmigen Körper 110
e) Zusammenfassung 112
4. Phasmidae: *Dixippus morosus* 112
a) Bau der Tibien 112
b) Der Sinnesapparat 115
α) Allgemeines 115
β) Verlauf des Sinnesnerven 116
γ) Das Subgenualorgan 117
δ) Das Distalorgan 123

c) Zusammenfassung 130
d) Vergleich mit Bazillus Rossi 130
5. Locustiden und Grylliden 133
C. Zusammenfassung und Auswertung der Ergebnisse 135
Erklärung der Zeichen an den Abbildungen 145
Literaturverzeichnis 146

A. Allgemeiner Teil.

1. Einleitung.

Nachdem Burmeister (1832) als erster die Trommelfelle an den Tibien der Vorderbeine der Locustiden und Grylliden erwähnte, entdeckte v. Siebold (1844) die zu den Trommelfellen gehörenden, im Innern der Tibien gelegenen Sinnesorgane. Seiner ersten Untersuchung folgten solche anderer Autoren, unter anderm von Leydig (1855), Graber (1875 und 1882), Adelung (1892), Herbig (1903) und zuletzt von Schwabe (1906). Hauptsächlich durch die letztgenannte Arbeit ist unsre Kenntnis vom Bau dieser Organe weitgehend gefördert, auf eine moderne Grundlage gestellt worden, so daß das Verständnis für andre ähnliche Organe bedeutend erleichtert wurde.

Trommelfelle finden sich bei den Locustiden und Grylliden lediglich an den Tibien der Vorderbeine; die Tibien der mittleren und hinteren Extremitäten haben keine tympanale Differenzierung erfahren. Als eine Ausnahmeerscheinung beschreibt Terry (1901) eine Trommelfellbildung auch an den Mitteltibien von *Thamnotrizon cinereas* L., ohne eine histologische Untersuchung dieser Verhältnisse anzustellen. Trotzdem liegt aber die Vermutung nahe, daß auch hier die Sinnesorgane vorhanden sind, und Graber (1882) wies nach, daß in den mittleren Tibien wenigstens der als Subgenualorgan bezeichnete Abschnitt des gesamten Sinnesapparates vorhanden ist. Aus diesem Vorkommnis schloß er, daß auch in dem dritten Tibienpaar gleiche oder ähnliche Organe vorkommen. Die Richtigkeit dieser Vermutung hat er jedoch nicht bewiesen. Eine Untersuchung des anatomischen Baues und der Histologie der Sinnesorgane des zweiten Beinpaares hat Graber ebenfalls nicht gegeben. In zwei kurzen Mitteilungen konnte ich dann nachweisen, daß bei den Locustiden nicht nur ein Abschnitt des Sinnesapparates sowohl in den mittleren als auch in den hinteren Tibien vorhanden ist, sondern daß zwischen den drei Vorkommnissen eine fast völlige Übereinstimmung besteht in Bau und Anordnung der Elemente. Dieser Nachweis sollte ursprünglich in vorliegender Arbeit weiter ausgebaut werden. Da ich aber auf einige wichtige, über den Rahmen

dieser Untersuchungen hinausgehende Probleme gestoßen bin, soll dieser Ausbau einer weiteren umfangreicheren Bearbeitung vorbehalten bleiben.

In seiner Arbeit von 1882 stellte GRABER weiter fest, daß bei einer Reihe andrer Hexapodenfamilien in den Tibien atympanale Sinnesorgane vorhanden sind, unter anderm bei den Forficuliden, Blattiden und Acridiern. Seine Angaben über *Forficula* lassen kaum weitere Schlüsse zu. Eine Bearbeitung dieser Organe liegt jedoch bis jetzt nicht vor. Die von GODELMANN entdeckten Sinnesorgane in den drei Beinpaaren der Phasmide *Bazillus Rossi* bearbeitete OYEN (1901), während sich bei BORCHARDT (1927) nur wenige Angaben über das gleiche Organ von *Dixippus morosus* finden.

Da einerseits eine Bearbeitung der Sinnesorgane der Forficuliden, Blattiden und Acridier ganz fehlt, und da anderseits die Bearbeitung der Phasmiden durch OYEN nur als lückenhaft zu bezeichnen ist, habe ich diese Familien in den Kreis meiner Untersuchungen einbezogen. GRABER konnte bei *Forficula* wohl Sinneszellen, aber keine Stiftchen finden, so daß sie entweder gar nicht mit den komplizierteren Organen der übrigen Formen zu vergleichen sind, oder aber gewissermaßen als eine Vorstufe zu diesen anzusehen sind. Es soll versucht werden, diese Fragen der Lösung näher zu bringen.

In den einzelnen Kapiteln soll immer nur eine einfache Beschreibung der jeweiligen Befunde gegeben werden, um das Bild nicht durch zuviele Vergleiche zu verwischen. Ausführlichere Vergleiche und die sich daraus ergebenden Schlußfolgerungen sollen in einem Schlußkapitel zusammengefaßt werden.

Die hier behandelten Organe sind ausgezeichnet durch das Vorhandensein von Elementen, die in dieser Form nur den Arthropoden entsprechend der Chitinbedeckung des Körpers als deren Differenzierung zukommen und als Stiftchen bezeichnet werden. Der Aufbau dieser Stiftchen ist erst in wenigen Fällen klargestellt. Über ihre Zusammensetzung ist Sicheres nicht bekannt, wenn auch von fast allen Seiten ihre chitinige Natur für sicher gehalten wird. Zu ihrer möglichen Phylogenese hat sich EGGERS (1924) geäußert. Die in dieser Beziehung gewonnenen Resultate sollen ebenfalls im Schlußkapitel wiedergegeben werden, vielleicht können sie zur Lösung der hier vorhandenen Probleme beitragen.

Während der Niederschrift der Arbeit bin ich durch das außerordentlich freundliche Entgegenkommen des Herrn Prof. EGGERS mit

dem Inhalt seines umfassenden Werkes über die stiftführenden Sinnesorgane der Insekten vor dessen Erscheinen bekannt geworden, so daß ich die dort angegebenen allgemeinen Gesichtspunkte verwerten konnte.

2. Material und Methode.

Zu den Untersuchungen wurde nur lebendes, sofort zu verarbeitendes Material verwandt. *Forficula auricularia* stammt aus der Umgebung Essens, wo die Tiere mit der in Gartenbaubetrieben häufig angewandten Holzwollemethode in beliebiger Menge leicht zu fangen waren. Die Blattiden (*Blatta orientalis* und *Phyllodromia germanica*) ließen sich bei geeigneter Pflege sehr leicht züchten. *Ectobia laponica*, die zu Vergleichszwecken herangezogen wurde, stammt aus der näheren Umgebung Tharandts. Die untersuchten Formen der Acridier sind: *Oedipoda coerulescens*, *Chrysochraon brachyturus* und ein Vertreter der Gattung *Stenobothrus*; an Locustiden wurden untersucht: *Locusta viridissima*, *Decticus verrucivorus*, *Thamnotrizon cinerea* und *Leptophyes punctatissima*. Diese Formen wurden in der Umgebung Marburgs gesammelt. Die Bestimmung der Arten ist nach Tümpel, Die Geradflügler Deutschlands, Gotha 1907, durchgeführt.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Mayer vom Zool. Institut in Freiburg, der mir eine genügende Anzahl von Exemplaren überließ, konnte ich eine Zucht von Phasmiden, *Dixippus morosus*, anlegen, so daß mir immer genügend Material in allen Stadien der postembryonalen Entwicklung zur Verfügung stand. Bestimmt wurde die Form nach C. Brunner v. Wattenwyl und Redtenbacher, Die Insektenfamilie der Phasmiden, Leipzig 1908.

Den getöteten Tieren wurden die Tibien oberhalb des Kniegelenkes (Gelenk Femur-Tibia) abgeschnitten. Nach Entfernung des Tarsus wurde in den verschiedensten Fixierungsflüssigkeiten konserviert. Zenker, Zenker-Formol, Maximow und Bouin, die in andern Fällen bei Arthropoden gute Resultate lieferten, führten nicht zum Ziel. Für die Acridier fand ich in Petrunkewitschs Gemisch das geeignetste Konservierungsmittel. Nach 6stündiger Einwirkung wurde in 70%igem Alkohol ausgewaschen und dann unter Jodzusatz weiter behandelt.

Die übrigen Formen wurden am besten konserviert durch Flemmingsche und Henningsche Lösung. Die Henningsche Lösung wurde angesetzt nach den Angaben von Henning und Lehr:

Salpetersäure, konzentr.	16	Teile
Chromsäure, 0,5%ige wäßrige Lösung	16	»
Sublimat, gesättigte Lösung in 60%igem Alkohol	24	»
Pikrinsäure, gesättigte wäßrige Lösung	12	»
Alkohol absolutus	42	»

Da beim Mischen der Bestandteile leicht eine Trübung eintritt, hielt ich mich an die von Lehr angegebene Reihenfolge: »Man kann die Trübung vermeiden, wenn man zunächst zu der Chromsäure die Pikrinsäure und die Sublimatlösung gießt und dann den absoluten Alkohol zufügt. Dabei wird die Lösung stets klar bleiben. Sie hat jetzt eine orange Farbe. Dann kühle man die Lösung möglichst ab, etwa unter der Wasserleitung, und füge jetzt erst die konzentrierte Salpetersäure hinzu. Die rote Farbe wird sich hierbei zwar in eine grüne umwandeln, aber die Flüssigkeit bleibt vollständig klar.« (S. 90). Nach der Fixierung wurde in 40%igem Alkohol ausgewaschen und dann über 60%igen Alkohol unter Jodzusatz weiter behandelt.

Die Härtung der Objekte in 95%igem Alkohol wurde in allen Fällen gut durchgeführt. Nach dem Härten wurden die Objekte über 60%igen Alkohol in Diaphanol gebracht, um das Chitin zu erweichen und von seinen Inkrusten zu befreien. Im Diaphanol wurden die Tibien so lange belassen, bis das Chitin farblos erschien, was nach 48—60 Stunden erreicht war. Je nach der Dicke des Chitins und dem Grade der Pigmentierung muß die Einwirkung des Diaphanols länger dauern. Trat bei dem Erweichungsprozeß eine Entfärbung des gelben Diaphanols ein, so wurde es gewechselt. Die Wirksamkeit des Diaphanols wurde durch Licht und Wärme herabgesetzt, so daß die ganze Manipulation möglichst im Dunkeln und Kühlen vorgenommen wurde.

Nach der Entfärbung und Erweichung wurde unter mehrmaligem Wechseln 24 Stunden in 60%igem Akohol ausgewaschen und dann auf dem üblichen Wege über Xylol in hartes Paraffin eingebettet (60°). Ich konnte auf diese Weise vollständige Schnittserien herstellen von 5—15 μ Dicke, in manchen Fällen sogar nur von 3 μ. Wenn ganz dünne Schnitte gebraucht wurden, konnte ich von den Tibien unter dem Binocular mit Hilfe feiner Nadeln das Chitin abpräparieren, erneut einbetten und dann Schnitte beliebiger Dicke herstellen. Dieses Verfahren hat jedoch den Nachteil, daß eine genaue Orientierung des Blockes auf dem Microtom nicht möglich ist, selbst bei Färbung vor dem Einbetten.

Ein weiterer schätzenswerter Vorteil, den die Diaphanolbehandlung bietet, besteht darin, daß die Schnitte nach dem Aufkleben mit Wasser auf Eiweißglyzerin, gutem Trocknen und Aufschmelzen viel weniger leicht durch Diffusionsströme losgelöst werden, daß also ein Arbeiten mit Collodium überflüssig gemacht wird.

P. Schulze (1924), der das Diaphanol in die zoologische mikroskopische Technik einführte, gibt an, daß eine Schädigung der Gewebe durch die Einwirkung des Chemikals nicht stattfindet. Im Verlaufe der Untersuchungen habe ich aber beobachtet, daß neben der Hypodermis auch andre Gewebe unter dem Diaphanol leiden insofern, als Schrumpfungen fast unvermeidlich sind und die Färbbarkeit der Objekte herabgesetzt wird. Um diesem Nachteil aus dem Wege zu gehen, wurde ohne vorherige Diaphanolbehandlung eingebettet und der Paraffinblock so zurecht geschnitten, daß das Chitin teilweise freilag. Das Ganze wurde nun in Diaphanol übertragen. Nach genügender Einwirkung (2—3 Wochen) wurde längere Zeit in 60%igem Alkohol ausgewaschen und dann nochmals über Xylol nach Auflösung des Paraffins eingebettet. Die Entfärbung und Erweichung des Chitins wurde auf diese Weise ebenso vollkommen erreicht wie bei der andern Methode, da in das Chitin kein Paraffin eindringen konnte

beim Einbetten, dieses also dem Diaphanol ohne weiteres zugänglich blieb, während die Gewebsteile durch das Paraffin vor dem Diaphanol geschützt waren und so bedeutend weniger Schädigungen aufwiesen.

Als Zwischenmedium zum Einbetten wurde meist Xylol benutzt. Andre, weniger stark härtende Mittel wie Benzol, Chloroform und Schwefelkohlenstoff lieferten keine besseren Resultate.

Da allgemein eine chitinige Natur der stiftförmigen Körper angenommen wird, habe ich versucht, die von P. Schulze (1924) angegebene Methode zum Nachweis des Chitins anzuwenden. Das Reagenz besteht aus 1,6 g Jod, 10 g Jodkalium, 60 g Chlorzink und 28 g Wasser. Das Jod und Jodkalium werden in der einen Hälfte, das Chlorzink in der andern Hälfte des Wassers gelöst und beide Lösungen sofort zusammengegossen, da die Lösungswärme des Chlorzink notwendig ist um ein typisch violett färbendes Präparat zu bekommen. Die Lösung wird durch Glaswolle filtriert. Mit Hilfe dieses Reagenzes sollen selbst feinste Einlagerungen von Chitin nachweisbar sein.

Die angegebenen Resultate sind alle an fortlaufenden Schnittserien gewonnen. Ich habe versucht den Verlauf der Nerven durch Vitalfärbung mit Methylenblau festzustellen. Wegen der Unsicherheit der Methode und der Undurchsichtigkeit des Chitins hatte dieser Weg von vornherein wenig Aussichten auf Erfolg. Andre Färbungen des fixierten und mit Diaphanol gebleichten Objektes hatten bei Herstellung von Totalpräparaten ebenfalls keinen Erfolg, so daß ich mich zu dem angegebenen Wege gezwungen sah. Die zur Übersicht dienenden Abbildungen sind konstruktiv nach Schnittserien gewonnen. Die übrigen Zeichnungen sind alle nach Präparaten mit dem Leitzschen Zeichenapparat in Objekthöhe aufgenommen.

3. Zur Terminologie.

Eine einheitliche Terminologie hat sich auf dem Gebiete der stiftführenden Sinnesorgane noch nicht herausgebildet. Eggers (1924) hat Vorschläge zu einer solchen Terminologie gebracht, die ich zum Teil schon in meinen Mitteilungen angewandt habe. Durch diese Mitteilungen kam ein Briefwechsel zustande, in welchem Eggers mich anregte, statt von tibialen Sinnesapparaten von tibialen Scolopalorganen zu sprechen, da nur die stiftführenden Sinnesorgane behandelt werden. Der Ausdruck Scolopalorgan wird von Snodgrass (1926) abgelehnt mit der Begründung, daß auch z. B. an Sinneshaaren und Sinneskuppeln »sense rods« oder Stiftchen vorkommen, diese Gebilde also kein Kriterium darstellen ausschließlich für die als Scolopalorgane zu bezeichnenden Bildungen. Die stiftartigen Bildungen an den Sinneshaaren usw. sind aber bei genauer Betrachtung sehr wohl zu unterscheiden von den Stiftchen der Scolopalorgane. »Die echten Stifte der Scolopalorgane haben eine eigene Grundlage ihres Aufbaues, die den Stiften eine typische Gestalt gibt, durch die sie sich von allen andern Sinneskörpern unterscheiden« (Eggers 1928, S. 88). Wenn sich auch eine fortlaufende Reihe

aufstellen läßt von den einfachen »Stift«-Bildungen der Haare zu den kompliziert gebauten Stiftchen der Scolopalorgane, so kann eine solche Reihe doch vorerst nur vergleichenden Wert haben, kann nicht ohne weiteres für die phylogenetische Ableitung der einen Form aus der andern herangezogen werden. Außerdem weisen die komplizierter gebauten Sinnesorgane den einfacheren gegenüber manche Unterschiede auf, die es berechtigt, ja notwendig machen, auch in der Terminologie eine Unterscheidung durchzuführen, so daß ich mit Eggers den Ausdruck Scolopalorgan gebrauchen werde für Organe, denen diese typischen Sinneskörper zukommen.

Ein Scolopalorgan baut sich auf aus einem oder mehreren Scoloparien, wobei unter einem Scoloparium jeder selbständig, d. h. von einem besonderen Nerven innervierte Komplex von Sinneszellen verstanden wird (Eggers 1924). Das tibiale Scolopalorgan der Locustiden und Grylliden besteht demnach aus zwei Scoloparien, nämlich aus dem Abschnitt, der vom Tympanalnerven und seinen Ästen, und aus einem zweiten Abschnitt, der vom Subgenualnerv innerviert wird. Durch dieses Vorgehen wird das einheitlich erscheinende Subgenualorgan in zwei Scoloparien zerlegt, doch erscheint das berechtigt, da sehr wohl eine verschiedene Genese dieser beiden Scoloparien anzunehmen ist. Wenn nämlich ein Abschnitt eines Organs von einem direkt aus dem Brustganglion entspringenden Nerven, der andre Abschnitt aber von einem Nerven innerviert wird, dessen Ursprung im eigentlich motorischen Beinnerven liegt, so können die beiden Abschnitte wohl kaum gleicher genetischer Herkunft sein, sind vielmehr erst sekundär zu einem scheinbar einheitlichen Organ zusammengetreten.

Diese Überlegung hat mich dazu geführt, für diese beiden Abschnitte des Subgenualorgans verschiedene Bezeichnungen zu gebrauchen. Für den vom Tympanalnerven innervierten Abschnitt wende ich die alte Grabersche Bezeichnung Supratympanalorgan an, während der vom Subgenualnerven innervierte Abschnitt als Subgenualorgan im engeren Sinne bezeichnet werden soll. Durch dieses Vorgehen sind wir in der Lage, das bei den Hymenopteren von Janet und Schön beschriebene Subgenualorgan direkt zu vergleichen mit dem Subgenualorgan im engeren Sinne der Locustiden und Grylliden. Ein solcher Vergleich würde bei der üblichen Bezeichnungsweise nicht möglich sein, da die Innervierung der Organe verschieden ist. Der Vergleich zweier, im heutigen System soweit voneinander getrennt stehenden Gruppen, wie es Hymenopteren und Orthopteren sind, braucht dieses Vorgehen nicht unbedingt zu rechtfertigen. Im Verlaufe meiner Darstellungen werde

ich aber den Nachweis erbringen, daß auch für die Orthopteren selbst aus den gleichen Gründen die Notwendigkeit eines solchen Vorgehens gegeben war.

Jedes Scolopalorgan ist aus wenigen bis sehr vielen Elementen, den Scolopidien (Eggers), aufgebaut. Unter einem Scolopidium ist zu verstehen die Sinneszelle mit ihrem distalen Fortsatz, dessen verdicktes Ende das Stiftchen darstellt, und die verschiedenen Hilfszellen, die als Hüll- und Kappen(Deck-)zellen bekannt sind. Es ergeben sich also folgende Bezeichnungen:

Scolopalorgan, ein ganz allgemeiner Begriff für ein stiftführendes Sinnesorgan.

Scoloparium, jeder Abschnitt eines Scolopalorgans, der von einem selbständigen Nerven innerviert wird.

Scolopidium, jedes einzelne Element eines Scoloparium.

Diese Terminologie stimmt natürlich überein mit der von Eggers in seinem Buche angewandten.

Um nicht für jedes der neu untersuchten bzw. neu aufgefundenen Organe einen neuen Namen einführen zu müssen, war ich gezwungen, die jeweiligen Organe mit dem schon Bekannten zu vergleichen. Durch diese Vergleiche sollten natürlich homologe Teile miteinander in Beziehung gesetzt werden. Wie ich den Begriff der Homologie auffasse und zu welchen Schlüssen die Vergleiche führen, werde ich erst im Schlußkapitel darzulegen haben.

In der Orientierung und in der Lagebezeichnung der Schnitte schließe ich mich Schwabe an. Man denkt sich das Femur senkrecht zur Körperlängsachse horizontal ausgestreckt und die Tibia vertikal nach unten. Ein Querschnitt durch den Körper ergibt dann einen transversalen Längsschnitt durch die Tibia, ein Körpersagittalschnitt ergibt einen sagittalen Längsschnitt der Tibia, und durch einen Frontalschnitt des Körpers wird ein Querschnitt der Tibia erzielt.

B. Spezieller Teil.

1. Dermaptera: Forficula auricularia.

a) Allgemeines.

Graber, der nach Leydig als erster die Verbreitung der Subgenualorgane systematisch untersucht hat, erwähnt bei *Forficula* an allen drei Beinpaaren unterhalb des Kniegelenkes an den Tibien leichte Einsenkungen, Gruben, an deren Grunde er Sinneszellen gesehen hat. Stiftchen hat er nicht feststellen können. Andre Untersuchungen und Beobachtungen über *Forficula* liegen meines Wissens bisher nicht vor.

Plate (1924) sagt: »Es ist zweifelhaft, ob es Chordotonalorgane ohne Stifte gibt (Bein von *Forficula*)«, S. 140. Die Klärung der bei *Forficula* vorliegenden Verhältnisse erschien mir daher auch von einer gewissen prinzipiellen Bedeutung, so daß ich sie in den Kreis meiner Untersuchungen einbezog und wegen der äußerst einfachen Verhältnisse an den Anfang der Darstellung setze.

Zunächst ist zu bemerken, daß die Gruben integumentale Bildungen sind, die mit dem Sinnesorgan keine Beziehung haben. Zwar liegen die Sinnesorgane in den Gruben, doch ist die Lagerung derart, daß keine Verbindung zwischen ihnen besteht. Entgegen der Graberschen Angabe sind doch Gebilde vorhanden, die sehr wohl als Stiftchen anzusprechen sind, wenn sie auch nicht den komplizierten Bau haben wie die gleichen Gebilde der übrigen Orthopteren (Abb. 3). In den Vordertibien, auf welche sich die Beschreibung bezieht, besteht das ganze Organ aus drei Scolopidien. Die Sinneszellen liegen vorn, die Anheftungsstelle liegt hinten an der Tibia. Zwischen diesen beiden Punkten verlaufen die Endschläuche mehr oder weniger horizontal durch den Blutkanal.

b) Morphologie der Tibia.

Die Untersuchung gestaltete sich recht schwierig, da die Tibien und die Scolopalorgane ziemlich klein sind und da bei noch so vorsichtiger Ausführung der Konservierung und Einbettung immer ein Loslösen der Hypodermis vom Chitin eintrat. Als bestes Fixierungsmittel erwies sich Flemmings Gemisch. Die Tibien waren ohne Diaphanolbehandlung leicht zu schneiden.

Der Tibiaquerschnitt ist schwach oval (Abb. 1), und zwar liegt der größere Durchmesser in der Transversalebene des Körpers. An der Außenfläche liegt an allen drei Beinpaaren die erwähnte schwache Einsenkung, an der Vordertibia 260 μ, an den mittleren Tibien 350 μ und an den Hintertibien 420 μ unterhalb des Kniegelenkes. Diese Einsenkung ist mehr eine quergestellte flache Grube, die nach vorn und hinten gleichmäßig in das Chitin des Beines übergeht, ohne irgendwelche Differenzierungen aufzuweisen. Da das Chitin an der Grube die gleiche Dicke besitzt wie sonst überall an der Tibia, springt innen ein Wulst vor, an dem kräftige Tibialmuskeln inserieren (Abb. 2). Die Dicke des Chitins beträgt 12 μ. Außer wenigen Hautsinnesorganen sind keine Differenzierungen vorhanden. Der »kragenartig umwallte helle Porus des Integumentes«, an welchem das Organ inserieren soll, ist wohl nur der basale Teil eines Hautsinnesorgans.

Eine so strenge Scheidung des Muskel- und Blutkanals, wie wir bei den andern Formen finden werden, ist nicht vorhanden. In dem äußeren Teile der Tibia ist wohl eine Art Blutkanal ausgebildet, doch proximalwärts ist dieser nach dem Lumen der übrigen Tibia zu offen, so daß sich fast überall in der Tibia Blutflüssigkeit findet, wenn auch nur sehr wenig, da im Vergleich zu andern Formen sehr starke Muskelbündel vorhanden sind, die den Raum fast ganz ausfüllen.

Es tritt in die Tibia ein einheitlicher Tracheenstamm ein, der kurz unterhalb des Kniegelenkes einen schwächeren Ast nach vorn abgibt.

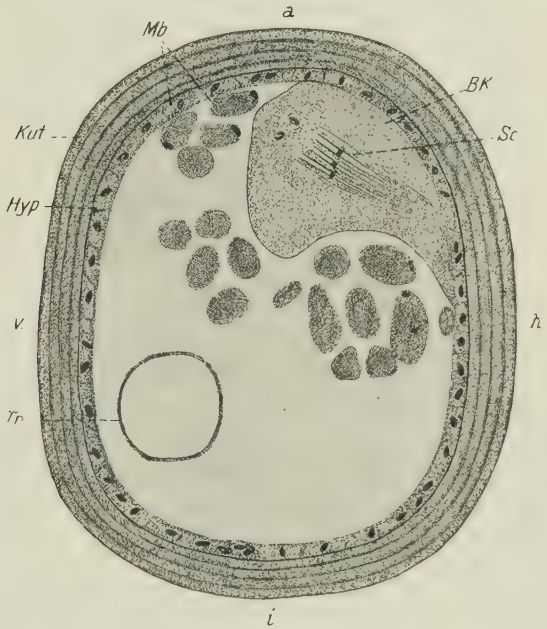

Abb. 1. Querschnitt durch die rechte Vordertibia von *Forficula auricularia* in Höhe der Stiftchen. Vergr. 200×.

Wenige Mikrons weiter distalwärts teilt dieser sich wiederum. Von diesen beiden kleinen Ästen zieht der eine schräg nach außen und unten, der andre nach innen und unten, während der Hauptstamm seine Lage in der Mitte der Tibia beibehält, bald mehr rund, bald mehr oval erscheinend. Von der Haupttrachee aus ziehen zwei feine Membranen nach außen zur Basilarmembran der Hyodermis derart, daß sie einen spitzen Winkel bilden, dessen Scheitel an der Trachee liegt. Diese Membranen schließen zwischen sich und der Hypodermis den Blutkanal ein. Da sie aber nicht bis zum proximalen Ende der Tibia reichen, bildet sich hier eine freie Ansammlung von Blut, die überall zwischen den andern Organen liegt.

In die Tibia biegt ein einheitlicher Nervenstamm ein, der im Femur an der Unterseite der Trachee verläuft. Im Kniegelenk teilt dieser Nerv sich in den Tibial- und Tarsalnerven. Der Tarsalnerv ist der schwächere und verläuft an der Hinterseite des Beines in gleichbleibender Stärke, ohne Nebenäste abzugeben. Der Tibialnerv verläuft in der Mitte der Tibia an der Innenseite der Trachee abwärts und gibt nach verschiedenen Seiten hin verschiedene Äste ab, so daß er immer schwächer wird und mit dem Ende der Tibia seinen Abschluß findet. Der proximalste Ast, der vom Tibialnerven abgeht, ist der Nerv des Sinnesorgans. Er geht wenige Mikrons unterhalb der Teilungsstelle des Beinnerven in Tibial- und Tarsalnerv vom Tibialnerven ab und verläuft in schwach abwärts geneigter Richtung an der Hypodermis der Vorderseite entlang, bis er die Sinneszellen erreicht, wo er sein Ende findet. Dieser Nerv ist, wie ich später in dem betreffenden Abschnitt über die Blattiden etwas näher auseinandersetzen werde, als Subgenualnerv zu bezeichnen, und das Sinnesorgan ist trotz einiger Unterschiede dem als Subgenualorgan bezeichneten Abschnitt des Locustidenorgans homolog zu setzen.

c) Das Scolopalorgan.

Wie bemerkt, ist das Scolopalorgan nur sehr gering entwickelt und setzt sich aus drei Scolopidien zusammen. Die Sinneszellen liegen direkt am Integument an der Vorderseite des Beines. Die Hypodermis ist hier in keiner Weise besonders differenziert, wie wir es bei den andern Formen später häufig finden werden, und auch andre Differenzierungen zur proximalen Anheftung habe ich nicht feststellen können, so daß das Organ möglicherweise wie das Subgenualorgan der Hymenopteren unmittelbar am Nerv aufgehängt ist. Die von den Sinneszellen ausgehenden Fortsätze verlaufen ein Stück weit am Integument distalwärts und biegen dann in einem ziemlich scharfen Knick nach hinten um, so daß der das Stiftchen enthaltende Abschnitt fast horizontal liegt. Auf Querschnitten erhält man diesen Abschnitt daher ziemlich vollständig. Die Insertion erfolgt unmittelbar am Integument, ohne daß dieses hier eine besondere Differenzierung enthält, wie Graber mit seinem kragenartigen Porus angibt. Die Anheftungsstelle liegt etwa 15 μ unterhalb der Sinneszellen.

Das Organ liegt unmittelbar unter der Hypodermis der Außenfläche und wird rings von Blutflüssigkeit umgeben (Abb. 1 und 2 *Sc*, *Bltk*, *Hyp*). Die Anheftungsstelle liegt am hinteren Ende der vorerwähnten flachen Grube, so daß also das ganze Organ den Angaben Grabers entsprechend im Bereich der Grube liegt, ohne daß man aber

von einer birnförmigen Anschwellung der Nerven sprechen könnte, mit der wahrscheinlich die Sinneszellen gemeint sind. Unmittelbar unter-

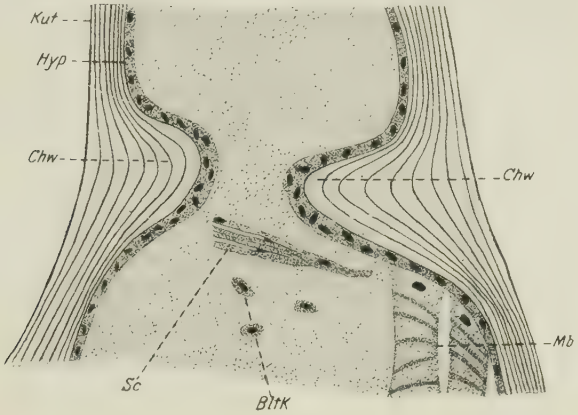

Abb. 2. Sagittaler Längsschnitt durch die Tibia von *Forficula auricularia*. Vergr. 200×.

halb der Anheftungsstelle heften sich an den durch die Grube bedingten Chitinwulst starke distalverlaufende Muskelbündel an.

Die Anordnung der Scolopidien ist nicht ganz einheitlich. Meist liegen sie alle drei in einer Ebene nebeneinander (Abb. 1 *Sc*), bisweilen sind aber nur zwei so angeordnet, während das dritte ober- bzw. unterhalb liegt.

Trotz der geringen Größe des Organs und seiner Elemente konnte ich den histologischen Bau recht gut erkennen. Die Sinneszellen haben die typische Gestalt und bieten nichts Besonderes. Der distale Fortsatz tritt an seinem Ende stärker hervor und ist hier stark lichtbrechend. Er erweitert sich etwas und enthält selbst auf stark differenzierten Schnitten mit Eisenhämatoxylin tief dunkel gefärbte Körperchen, die im optischen Längsschnitt einen Kopfkanal zwischen sich freilassen (Abb. 3 *KK*), in der Aufsicht aber als geschlossener Ring erscheinen, also den eigentlichen Stiftkopf bilden. Von diesem Stiftkopf gehen zwei Fasern aus, die den Endfaden bilden (*Endf*), der zur Anheftungsstelle hinzieht. Ich habe hier ganz deutlich gesehen, daß der Sinneszellenfortsatz direkt in das Stiftchen übergeht, so daß dieses also den

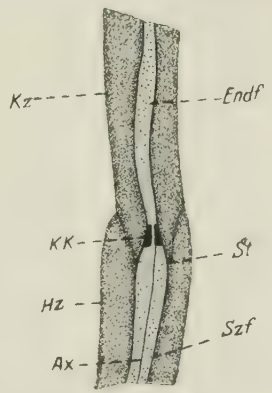

Abb. 3. Distales Ende des Sinneszellenfortsatzes von *Forficula*, das Stiftchen mit dem Endfaden, Hüll- und Kappenzelle. Vergr. 3000×.

terminalen Abschnitt des Sinneszellenfortsatzes bildet, wie es ja auch von Eggers u. a. aufgefaßt wird. Wenn ich in den Zeichnungen der andern Formen die Verhältnisse anders dargestellt habe, so habe ich mich da nur an die mikroskopischen Bilder gehalten. Der Endfaden ist demnach weiter nichts als die letzte Verbindung der Sinneszelle mit dem Integument.

Im Innern des Sinneszellenfortsatzes verläuft ein Achsenfaden, der in das Stiftchen eintritt und am Stiftkopf endet. Über die Art der Anheftung konnte ich genauere Angaben nicht ermitteln. Eine Vacuole an der Basis des Stiftchens ist nicht vorhanden.

Hüll- und Kappenzelle sind vorhanden. Auf stark differenzierten Schnitten konnte ich ihre Grenzen in Höhe des Stiftkopfes sehr deutlich feststellen (Abb. 3 *KZ*, *HZ*). Die Hüllzelle reicht proximal bis zur Umbiegungsstelle der Scolopidien, während die Kappenzellen bis zur Anheftungsstelle ziehen und den Endfaden allseitig umgeben.

Besondere Membranen, wie sie uns später häufig begegnen werden, sind nicht vorhanden.

Zusammenfassend läßt sich über das Subgenualorgan von *Forficula* folgendes sagen: Es ist ein triscolopales Organ mit der typischen Lagerung im Blutkanal an der Außenseite der Tibia und ist sowohl an der Vorder- wie an der Hinterseite des Beines befestigt. Die Scolopidien weisen den schon bei vielen andern Formen gefundenen Bau auf. Es ist als das anatomisch einfachste der hier untersuchten Organe zu bezeichnen und daher für später anzustellende Vergleiche als Ausgangspunkt zu bewerten.

2. Blattidae.

a) Allgemeines.

Wie bei *Forficula* so finden sich auch für die Subgenualorgane der Blattiden die ersten Angaben bei Graber (1882), und zwar fand dieser bei *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* in allen drei Beinpaaren kurz unterhalb des Kniegelenkes Organe, die aus etwa 15 Scolopidien bestehen (S. 568). Die Anheftungsstelle des Organs liegt nach seinen Angaben an der Außenwand des Beines. Nach seiner Fig. 81 sind die Stiftchen mit ihrer Spitze alle distal gerichtet. Die Trachee ist nach seiner Textfig. 6, S. 630 in der Region des Organs etwas angeschwollen, nachdem sich kurz vor dem Kniegelenk von dem Haupttracheenstamm ein Nebenast abgegliedert hat.

Ich habe meine Untersuchungen, die sich hauptsächlich auf den anatomischen Bau des Organs beziehen, an zwei Formen durchgeführt: *Phyllodromia* (*Blatta*, *Periplaneta*) *germanica* und *Blatta* (*Periplaneta*) *orientalis*. Bei beiden Formen ist das Scolopalorgan, wie Graber schon

angibt, in allen drei Beinpaaren vollständig gleich entwickelt. Unterschiede zwischen den Organen beider Formen sind nicht vorhanden. Zum Vergleiche wurde noch *Ectobia laponica* herangezogen.

Die Organe sind nicht so einheitlich aufgebaut wie GRABER angibt, sondern bestehen aus zwei Abschnitten. Diese beiden Abschnitte sind nicht als zwei verschiedene Scoloparien aufzufassen, da sie von demselben Nerven innerviert werden. Sie unterscheiden sich voneinander durch den verschiedenen Verlauf ihrer Scolopidien. Der eine Abschnitt durchzieht den Blutkanal in einem ungleichmäßigen Bogen, der an der Vorder- und Hinterfläche des Beines befestigt ist, während die Scolopidien des zweiten Abschnittes distal gerichtet sind und durch eine feine Membran zwischen den Tracheenstämmen befestigt werden. Eine Sonderung der zu diesen beiden Abschnitten gehörenden Sinneszellen ist nicht vorhanden, so daß man von einer nicht sehr weitgehenden Differenzierung eines ursprünglich einheitlichen Organs sprechen kann.

b) Morphologie der Tibia.

Ein Querschnitt durch die Tibia erscheint oval (Abb. 4), und zwar liegt der größere Durchmesser in der Transversalebene des Körpers. Das Chitin der Beinwand ist überall gleich dick mit Ausnahme der Stellen, an denen Hautsinnesorgane liegen. Auf der Außenfläche stehen drei Reihen starker Borsten, eine in der Medianebene und je eine auf der vorderen und hinteren Außenkante. Außerdem finden sich auf der Innenfläche zwei Borstenreihen. Andre Differenzierungen als die hier angegebenen sind nicht vorhanden, also vor allem keine Tympanumbildungen.

Die Trachee ist im Kniegelenk an der Außenfläche angeheftet. Kurz vor dem Kniegelenk teilt sie sich in zwei Äste, so daß in die Tibia also zwei Tracheenstämme eintreten. Die Haupttrachee (Abb. 4 *hTr*) liegt hinten, an der Hinterfläche der Tibia, der kleinere Ast (Abb. 4 *vTr*) liegt vorn. Eine Anschwellung der Trachee in der Region des Organs ist im Gegensatz zu GRABERS Angaben nicht vorhanden. Beide Tracheenstämme stehen durch bindegewebsartige Zellen miteinander in Verbindung[1], so daß das Lumen der Tibia in den äußeren Blut- (*BK*) und inneren Muskelkanal (*MK*) geteilt wird.

In die Tibia treten zwei Nervenstränge ein, der Tibiotarsalnerv und der an das Scolopalorgan herantretende Nerv. Beide sind auch im

[1] Es kann sich hier natürlich nicht um mesodermales Bindegewebe handeln, sondern lediglich um ein durch die Funktion bedingtes bindegewebiges Aussehen hypodermaler oder matricaler Zellen, wie auch VOGEL (1923) und EGGERS (1928) besonders betonen.

Femur ein Stück weit getrennt voneinander zu verfolgen, doch vereinigen sie sich kurz vor dem Kniegelenk. Aus dem Brustganglion entspringen, wie auf Querschnitten festzustellen war, zwei in das Bein eintretende Nerven. Der eine Nerv endet aber schon in der mächtig entwickelten Coxa, der andre ist der eigentliche Beinnerv, von dem sich, wie erwähnt, im Femur der das Scolopalorgan versorgende Nerv abzweigt. Der Tibiotarsalnerv tritt an der Beugeseite in die Tibia ein und teilt sich unterhalb des Kniegelenkes in den Tibial- und Tarsalnerven. Der andre in die Tibia eintretende Nervenstrang ist der sich im Femur vom Bein-

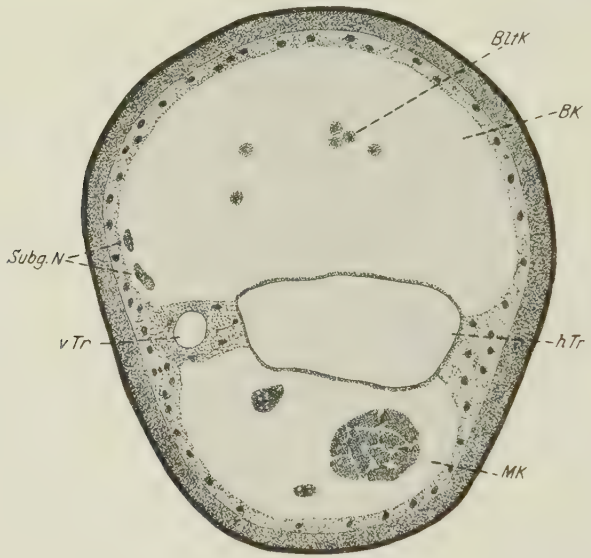

Abb. 4. Querschnitt durch die rechte Mitteltibia von *Blatta orientalis* unterhalb der Teilung des Subgenualnerven; halbschematisch. Vergr. 150×.

nerven abzweigende Ast, der an der Vorderseite des Beines liegt. Im Kniegelenk zieht er bis an die Außenfläche und biegt dann wieder nach innen um, so daß er distal vom Kniegelenk an der Vorderseite der Tibia liegt.

Auf Grund seines Verlaufes und seines Ursprunges im Beinnerven ist der an das Sinnesorgan herantretende Nerv zu identifizieren mit dem Subgenualnerven der Locustiden und Grylliden und soll daher auch hier als Subgenualnerv bezeichnet werden. Das Scolopalorgan ist im wesentlichen dem Subgenualorgan der beiden genannten Formen gleichzusetzen. Bei *Forficula* lagen die Verhältnisse nicht so einfach wie hier, doch ist auch bei dieser Form an der Homologie des Sinnesorgans und der Nerven nicht zu zweifeln.

Der Subgenualnerv teilt sich proximal des Scolopalorgans in zwei Äste (Abb. 4 *SubN*), von denen der eine bogenförmig am Integument entlang nach außen zieht. Er dient zur Versorgung der hier gelegenen Sinneszellen des Organs und endet bei der distalsten an der Außenfläche. Der andre Ast verläuft im Außenwinkel zwischen vorderer Trachee und Hypodermis weiter distal und innerviert die vorderen Sinneszellen des Subgenualorgans und die Hautsinnesorgane in der Hypodermis (Abb. 5 *dA SubgN*).

c) Morphologie des Scolopalorgans.

Die Sinneszellen beschreiben einen Bogen, der dem Verlaufe des sie versorgenden Astes des Subgenualnerven entspricht. Der höchste Punkt oder Scheitel dieses Bogens liegt etwa 500 μ unterhalb des Kniegelenkes an der Vorderseite des Beines. Der äußere Teil des Bogens reicht vom Scheitel an der Außenseite des Beines entlang bis in die Medianebene und ist so abwärts geneigt, daß die distalste, also äußerste Sinneszelle 95 μ unterhalb des Scheitels liegt. Der innere Teil des Bogens ist kürzer. Er reicht bis in die Nähe der vorderen Trachee und endet mit seiner distalsten Sinneszelle 80 μ unterhalb des Scheitels. Bei der folgenden Beschreibung des Verlaufes der Scolopidien sollen die zu den sieben bis neun innersten Sinneszellen gehörenden ausgenommen sein, da sie den vorher erwähnten zweiten Abschnitt ausmachen.

Von den Sinneszellen, die sieben bis neun innersten also ausgenommen, ziehen die Scolopidien zu der an der hinteren Beinseite gelegenen Anheftungsstelle (Abb. 6 *A Subg*). Diese ist 33 μ lang und beginnt 208 μ unterhalb des Scheitels des Sinneszellenbogens, so daß das Organ eine vertikale Gesamtausdehnung von 241 μ besitzt. Da die äußeren Sinneszellen der Anheftungsstelle näher liegen als die vorderen, sowohl in vertikaler wie in horizontaler Richtung, ergibt sich für die Endschläuche ein etwas verschiedener Verlauf. Die äußeren Endschläuche liegen am meisten horizontal und sind am kürzesten. Sie weisen proximal vom Stiftchen nur eine schwache Knickung auf. Je weiter man dagegen von den äußeren Sinneszellen zu den vorderen vorschreitet, um so mehr erscheint der Verlauf der Endschläuche distal gerichtet (Abb. 6 *Sc Subg*). Die vorderen verlaufen schließlich in distaler Richtung ein Stück weit am Integument abwärts und biegen dann mit einem ziemlich scharfen Knick proximal vom Stiftchen nach hinten um, wie Abb. 6 deutlich erkennen läßt. Die Stiftchen erhalten dadurch eine schräge Lage, sind aber nicht, wie Graber angibt, direkt distal gerichtet.

Die Zahl der Scolopidien dieses ersten Abschnittes beträgt, wie schon Graber angegeben hat, 15. Sie sind in einer gebogenen einschich-

tigen Ebene nebeneinander angeordnet (Abb. 5 *Sc Subg*). Proximal und distal der Sinneszellen entspringt aus der Basilarmembran der Hypodermis je eine feine Membran, die das Organ von oben und unten her einhüllen und an der Hinterseite des Beines wieder in die Basilarmembran übergehen.

Als charakteristisch für diesen Abschnitt des Subgenualorgans kann man folgendes herausstellen: Die Anheftung zwischen Vorder- und Hinterseite des Beines; die Knickung proximal vom Stiftchen und ihre einschichtige Anordnung in einer gebogenen Ebene, deren konvexe

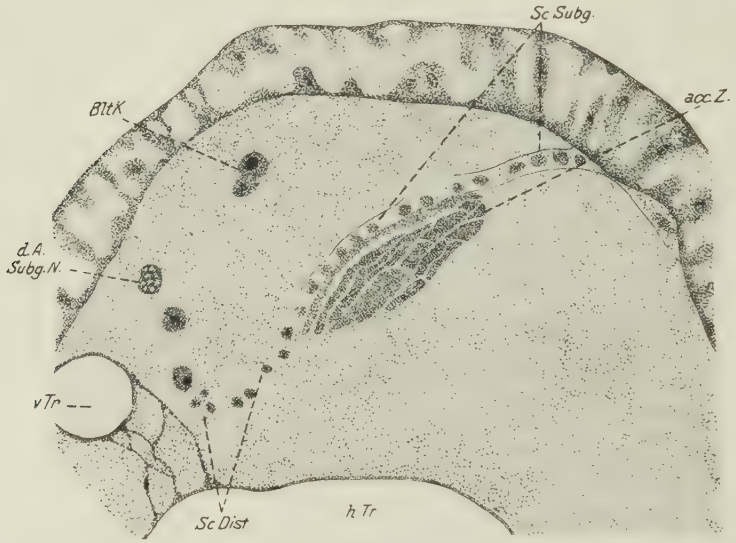

Abb. 5. Querschnitt durch den Blutkanal einer rechten Mitteltibia von *Blatta orientalis* unterhalb der Sinneszellen. Die Endschläuche der Organe sind quergeschnitten. Die Anordnung der Scolopidien des Subgenualorgans in einer gebogenen Ebene einschichtig nebeneinander ist deutlich zu sehen. Vergr. 300×.

Seite nach unten zeigt. Die auf der konkaven Seite befindliche Mulde wird zum größten Teile ausgefüllt von einem Polster akzessorischer Zellen (Abb. 5 *acc Z*).

Der Verlauf der von dieser Beschreibung ausgenommenen sieben bis neun innersten Scolopidien ist, wie erwähnt, ganz anders. In dem Anfangsteil stimmt er allerdings überein mit dem beschriebenen der inneren Endschläuche des vorderen Abschnittes. Zunächst verlaufen die Scolopiden also ein Stück am Integument abwärts, biegen dann aber derart nach innen um, daß sie zwischen die beiden Tracheenstämme in die Nähe des hier gelegenen Bindegewebes zu liegen kommen (Abb. 5 *Sc Dist*). Es ergibt sich, da dieses Abbiegen von den vorderen End-

schläuchen an deren Umbiegungsstelle erfolgt und die distale Richtung beibehalten wird, daß diese inneren Endschläuche fast vollständig gerade gestreckt sind. Sie liegen in einer unregelmäßigen Reihe nebeneinander (Abb. 7 *ScDist*). Ihre Anheftung erfolgt an einer Membran, die in fast horizontaler Richtung zwischen den beiden Tracheenstämmen ausgespannt ist (Abb. 6 *ADist*). Ein Abschluß gegen den Blutkanal ist nicht vorhanden, vielmehr wird das ganze Organ von Blutflüssigkeit um-

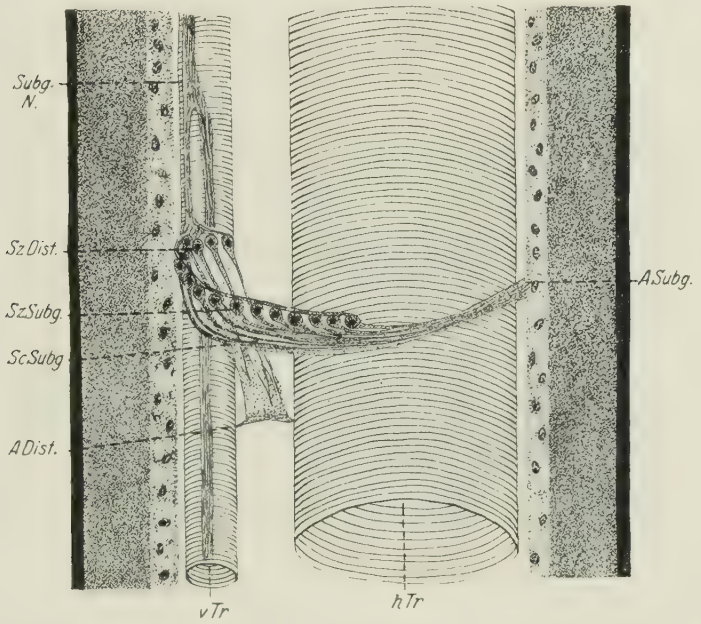

Abb. 6. Totalansicht des Scolopalorgans von *Blatta orientalis* einer linken Vordertibia von außen gesehen. Die äußere Chitindecke ist entfernt. Nach Schnitten konstruktiv entworfen.

geben, wie ebenfalls aus Abb. 7 zu ersehen ist. Bis zu den Stiftchen hin sind die Scolopidien vollständig voneinander isoliert. Die Kappenzellen scheinen dagegen miteinander in seitlicher Verbindung zu stehen.

Trotzdem die Sinneszellen des Gesamtorgans vollständig einheitlich gelagert sind und von ein und demselben Nerven versorgt werden, erscheint auf Grund des gänzlich verschiedenen Verlaufes der Scolopidien folgende Auffassung durchaus berechtigt: Der erst beschriebene Abschnitt ist nach Bau, Lagerung und Innervierung dem Subgenualorgan der Locustiden und Grylliden homolog zu setzen. Aus dem gleichen Grunde ist er dem Subgenualorgan von *Forficula* homolog, wenn er diesem gegenüber auch bedeutend reicher entwickelt ist. Wie ein-

leitend bemerkt wurde und wie aus der Darstellung hervorgeht, möchte ich den zweiten Abschnitt des Organs als eine besondere Bildung ansprechen, der bei *Forficula* ein Homologon fehlt. Da dieser Abschnitt bei den andern zu besprechenden Formen ebenfalls vorhanden ist, hier aber vom Subgenualorgan unabhängig als besonders gelagerter Komplex erscheint, halte ich es für angebracht, einen besonderen Namen einzuführen. Wegen des eigentümlich distalen Verlaufes der Scolopidien möchte ich den Ausdruck »Distalorgan« vorschlagen.

Auf eingehende histologische Untersuchungen habe ich verzichtet. Die typischen Elemente der Scolopidien, Sinneszelle mit ihrem Fortsatz, Hüllzelle und Kappenzelle sind überall vorhanden. Die Anordnung

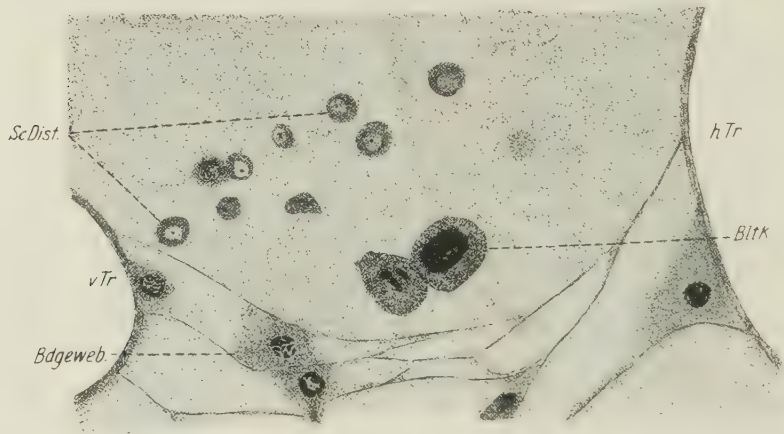

Abb. 7. Scolopidien des Distalorgans quergeschnitten, um die Anordnung in einer unregelmäßigen Reihe nebeneinander in der Nähe der Trachee zu zeigen. Vergr. 1000×.

der Elemente, also die Grenze zwischen Hüll- und Kappenzelle und der Übergang des Sinneszellenfortsatzes in das Stiftchen waren nicht so genau zu ermitteln wie bei *Forficula*, doch zweifle ich nicht an der Übereinstimmung der Verhältnisse. An der Basis der Stiftchen liegt hier immer die von andern Autoren mehrfach beschriebene Vacuole. Die Größe der Stiftchen ist in beiden Organabschnitten gleich. Im Durchschnitt betragen

die Gesamtlänge	17,42 μ
die Länge des Kopfes . . .	4 μ
die größte Breite	1,8 μ

In der Stiftwand liegen sechs Rippen, die im proximalen Teil des Stiftchens stärker hervortreten. Die Länge dieser verdickten Zone beträgt 10 μ. In Schnittserien von 3 μ Dicke fand ich bei median ge-

troffenen Stiftchen einen feinen, den Kopf vollständig durchsetzenden Kanal, den von Graber erwähnten Kopfkanal. Auf andern Schnitten trat mir eine in die Kappenzelle hineinragende Fortsetzung des Stiftchens entgegen, der bei *Forficula* deutlicher hervortretende Endfaden.

Über das Scolopalorgan der Blattiden ist also folgendes zusammenzustellen: Das Gesamtorgan besteht aus zwei Abschnitten, einem dem Subgenualorgan der Locustiden und Grylliden homologen und daher auch hier als Subgenualorgan bezeichneten Abschnitt und einem »Distalorgan« genannten Teil, dem ein Homologon bei den genannten Formen zu fehlen scheint, das aber bei den Ascridiern und Phasmiden in viel entwickelterer Form vorhanden ist, so daß die Einführung eines besonderen Namens berechtigt erscheint. Oyen hat zwar bei Phasmiden diesen zweiten Abschnitt als Subgenualorgan 2 dem eigentlichen Subgenualorgan gegenüber gestellt, doch ist die Verschiedenheit beider Abschnitte so groß, daß auch eine namentliche Trennung notwendig ist. Die Sinneszellen beider Abschnitte bilden einen einheitlichen Komplex, der von einem sich im Femur vom Beinnerven abzweigenden Nerven, dem Subgenualnerven, innerviert wird. Es sind im ganzen 24 Sinneszellen vorhanden. Die Verbindung des Organs mit der Trachee ist nur sehr locker. Das Chitin des Beines ist in bezug auf das Organ in keiner Weise differenziert, so daß von einer tonperzipierenden Funktion keine Rede sein kann. Welche Funktion dem Organ zukommt, kann auf Grund des anatomischen Baues allein nicht gesagt werden. Dem Subgenualorgan von *Forficula* gegenüber ist das Organ bedeutend stärker entwickelt, einmal in bezug auf die Zahl der Scolopidien (Funktionssteigerung?), dann aber auch hinsichtlich der sich in dem verschiedenen Verlaufe der Scolopidien aussprechenden Differenzierung des Gesamtorgans (Funktionswechsel?).

3. Acridiodea.

a) Allgemeines.

An die Blattiden ist nach dem Grade der Ausbildung die Besprechung der Subgenualorgane der Acridien anzuschließen. Die Angabe Grabers, daß auch bei dieser Familie in den Tibien aller drei Beinpaare Scolopalorgane vorhanden seien, hat sich durchaus bestätigt. Die Organe sind bei den drei untersuchten Formen gleich, doch will ich mich in der Beschreibung auf eine Form, *Oedipoda coerulescens*, beschränken, um übereinstimmende Maßangaben machen zu können. Bei Graber findet sich nur die Feststellung über das Vorhandensein der Organe. Untersuchungen über die Morphologie und den histologischen Aufbau des Organs liegen bisher auch an andrer Stelle nicht vor.

Die tibialen Scolopalorgane der Acridier sind im Prinzip genau so gebaut wie die der Blattiden. Es sind auch hier zwei Abschnitte im Organ vorhanden (Abb. 8), einer, der dem Subgenualorgan homolog ist (*Subg*), und ein zweiter, der ein Homologon des Distalorgans der Blattiden darstellt (*Dist*). Die Sinneszellen des proximalen, als Subgenualorgan zu bezeichnenden Abschnittes bilden den bekannten Bogen an der Vorder- und Außenfläche der Tibia (*Sz Subg*), die des zweiten Abschnittes schließen sich unmittelbar distalwärts an und bilden einen unregelmäßigen Haufen (*SzDist*) an der Vorderfläche der Tibia, der von einem Ast des Subgenualnerven innerviert wird. Die Scolopidien des Subgenualorgans haben den gleichen Verlauf und die gleiche Lagerung wie die des Subgenualorgans der Blattiden. Die Scolopidien des zweiten Abschnittes sind fast vollkommen vertikal gelagert und gerade gestreckt. Sie inserieren außer an der Trachee an der Vorder- und Hinterseite des Beines am Integument.

b) Morphologie der Tibia.

Der Querschnitt der Tibia ist oval, und zwar liegt der größere Durchmesser in der Transversalebene des Körpers. Das Chitin ist überall gleich dick und weist an den Vorder- und Mitteltibien außer den Hautsinnesorganen und starren Borsten keinerlei Differenzierungen auf. Bei den Hintertibien zeigt sich jedoch 420 μ unterhalb des Kniegelenkes eine leichte Einschnürung, auf die eine schwache Ausbuchtung folgt. 400 μ weiter distalwärts wird diese Ausbuchtung wieder von einer Einschnürung begrenzt. Die Ausbuchtung liegt nur an der Außenseite. Nach vorn und hinten ist sie nicht besonders abgesetzt, sondern geht gleichmäßig in die Wand über. Diese das Scolopalorgan enthaltende Vorwölbung wurde nur an den Hintertibien beobachtet.

Die das Femur in horizontaler Richtung durchziehende Trachee heftet sich im Kniegelenk an die Basilarmembran der Hypodermis der Außenseite an und gibt hier einen kleineren Ast nach vorn ab. Beide Äste geben die Verbindung mit der Außenseite auf und werden central verlagert, indem sie sich mit der Hypodermis der Vorder- und Hinterfläche verbinden. Der Haupttracheenstamm dehnt sich von der vorderen bis zur hinteren Beinseite aus, während der kleinere Ast in dem inneren Winkel liegt, den die Haupttrachee mit der Hypodermis der Vorderseite bildet. Durch diese centrale Lagerung der einheitlichen Haupttrachee wird der äußere Blutkanal vollständig von dem inneren Muskelkanal getrennt. Der kleinere Ast mündet in der Mitteltibia 820 μ unterhalb seiner Ursprungsstelle wieder in den Hauptstamm ein.

Wenige Mikrons weiter distalwärts zweigt sich erneut ein kleiner Ast ab, der aber zur Innenseite zieht und hier im Muskelkanal weiter abwärts verläuft.

In die Tibia treten zwei Hauptnervenstränge ein, der Tibiotarsalnerv, der an der Beugeseite der Tibia im Muskelkanal verläuft, und der Subgenualnerv, der an der vorderen Beinseite in dem äußeren Winkel zwischen Hypodermis und Haupttrachee entlang zieht. Der Subgenualnerv zweigt sich im letzten Drittel des Femur vom Beinnerven ab. Nach der Abzweigung liegen die beiden Nervenstränge im Femur zu beiden Seiten der Haupttrachee, der Beinnerv hinten, der Subgenualnerv vorn. Die unverkennbare Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Blattiden wird noch größer dadurch, daß auch hier vom Brustganglion aus neben dem Beinnerven noch ein zweiter Nerv in das Bein eintritt, der aber sein Ende schon im Trochanter findet.

Der Subgenualnerv ist in der Mitteltibia an seiner Eintrittsstelle 12,8 μ dick. Er teilt sich 250 μ unterhalb des Kniegelenkes in zwei ungleiche Äste. Der schwächere Ast biegt nach außen und verläuft schräg abwärts nach hinten. Er innerviert die bogenförmig angeordneten Sinneszellen des Subgenualorgans und endet bei der letzten 120 μ unterhalb seiner Ursprungsstelle. Der stärkere Ast verläuft weiter distalwärts. Von ihm wird die Sinneszellengruppe des zweiten Organabschnittes innerviert. Außerdem versorgt er die vordersten Sinneszellen des ersten Abschnittes. Dieser Ast endet jedoch nicht bei den Sinneszellen des Organs, sondern verläuft weiter distalwärts und findet sein Ende erst 545 μ unterhalb der Teilungsstelle, nachdem er verschiedene Hautsinnesorgane versorgt hat.

Im Blutkanal habe ich häufig typischen Fettkörper in Form kleiner Lappen gefunden, die der Hypodermis angelagert waren und in verschiedener Menge und Verteilung auftraten, bisweilen aber fehlten. Sie traten proximal oder distal vom Scolopalorgan auf, jedoch nicht in dessen unmittelbarer Nähe.

c) Morphologie des Scolopalorgans.

Wie schon erwähnt, besteht das ganze Scolopalorgan aus zwei Teilen. Die Sinneszellen des als Subgenualorgan bezeichneten Abschnittes beschreiben einen Bogen, der von der vorderen Beinseite an der äußeren entlang zieht und schräg abwärts geneigt ist. Sie werden innerviert von dem schwächeren Ast des Subgenualnerven. Der Bogen besteht im ganzen aus 15 Sinneszellen. Die Scolopidien ziehen zur gegenüberliegenden, also hinteren Beinseite, und zwar liegt die ziemlich eng

umgrenzte Anheftungsstelle 120 μ unterhalb der distalsten Sinneszelle. Das Organ durchzieht also den Blutkanal in Form einer schräg abwärts geneigten Ebene. In dieser Ebene liegen die Scolopidien einschichtig nebeneinander (Abb. 8, 9 und 10 *Sc Subg*).

Da der Sinneszellenbogen nach außen und abwärts geneigt ist, liegen die äußersten Sinneszellen der Anheftungsstelle am nächsten.

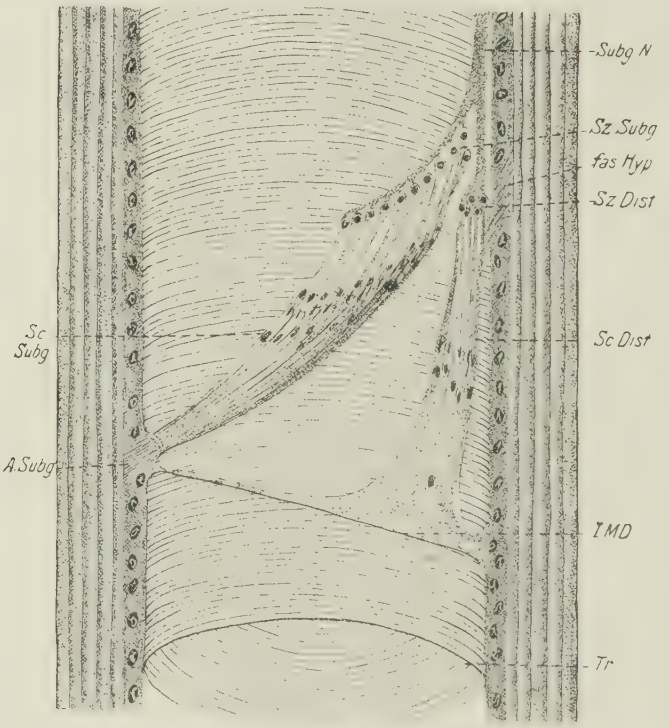

Abb. 8. Totalansicht des Scolopalorgans von *Oedipoda coerulescens* einer rechten Mitteltibia von außen gesehen. Wie Abb. 6.

Infolgedessen sind auch die zu diesen äußeren Sinneszellen gehörenden Endschläuche am kürzesten. Die innersten Scolopidien, die von den vorderen Sinneszellen ausgehen, sind am längsten und in ihrem Verlaufe am steilsten. Sehr bemerkenswert ist, daß die Scolopidien alle gerade verlaufen und keine Spur einer Knickung aufweisen, wie es bei den andern Formen der Fall ist (Abb. 9 *Sc Subg*).

Auf der Oberseite sind die Scolopidien von einem Polster akzessorischer Zellen bedeckt, die das gleiche Aussehen haben wie bei den Blattiden (Abb. 10 *acc Z*). Von der Anheftungsstelle und den Sinneszellen

bleibt das Polster immer etwas entfernt, so daß seine Hauptmasse auf der Mitte der Endschläuche ruht.

Eine Verbindung des Organs mit der Trachee habe ich nicht festgestellt, wenn es ihr auch mit seinen inneren Scolopiden bis zur Berührung genähert ist.

Sowohl auf der Unter- wie auf der Oberseite der Scolopidien verläuft je eine feine Membran. Diese beiden Membranen gehen unmittelbar

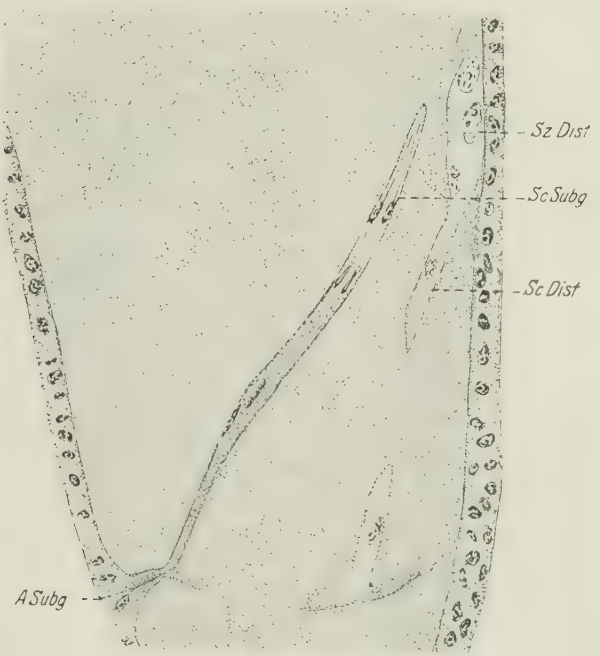

Abb. 9. Sagittaler Längsschnitt durch eine rechte Vordertibia von *Oedipoda coerulescens*. Der Schnitt ist durch die innersten Scolopidien des Subgenualorgans geführt, so daß die des Distalorgans angeschnitten sind. Die Schnittebene liegt nicht genau in der Sagittalebene, sondern ist von oben innen nach unten außen gerichtet. Vergr. 375×.

ober- bzw. unterhalb der Sinneszellen aus der Basilarmembran der Hypodermis hervor und stehen auf der Hinterseite ebenfalls mit der Basilarmembran in Verbindung.

Aus dieser kurzen Beschreibung ergibt sich eine weitgehende Übereinstimmung mit dem homologen Subgenualorgan der Blattiden. Es sind kaum wesentliche Unterschiede vorhanden. Die Tatsache, daß die Scolopidien des Acridierorgans keine Knickung aufweisen, erklärt sich durch die distale Lagerung der Anheftungsstelle.

Ich habe mich auch hier im wesentlichen auf die Untersuchung des anatomischen Baues beschränkt. Es sind in den Scolopidien die gleichen

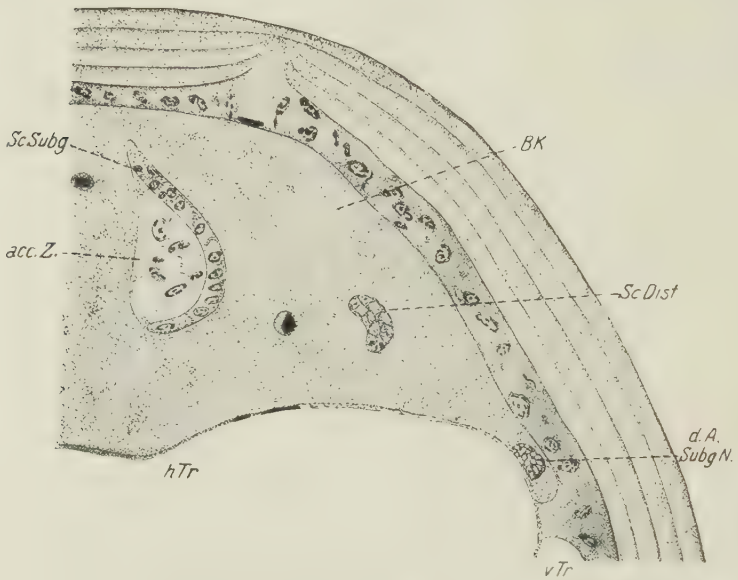

Abb. 10. Teil eines Querschnittes durch die linke Mitteltibia von *Oedipoda coerulescens*. Anordnung der Scolopidien des Subgenualorgans einschichtig in einer Ebene. Vergr. 400×.

Elemente vorhanden wie bei den Blattiden. Die Kappenzellen sind schmal, langgestreckt und inserieren direkt am Chitin. Sie durchsetzen also die Hypodermis (Abb. 11 *Sc Subg*, *A Subg*), so daß sich ein ähnliches Bild ergibt, wie SCHWABE in seiner Fig. 21 wiedergegeben hat. Eine Verbindung der Kappenzellen untereinander habe ich nicht beobachtet.

Abb. 11. Sagittaler Längsschnitt durch die Anheftungsstelle des Subgenualorgans von *Oedipoda coerulescens*. Vergr. 1000×.

Die Sinneszellen des zweiten, als Distalorgan bezeichneten Abschnittes des Scolopalorgans schließen sich denen des Subgenualorgans distalwärts an (Abb. 8 *SzDist*). Sie liegen an der Vorderseite des Beines direkt unterhalb der vorderen Sinneszellen des Subgenualorgans und bilden einen unregelmäßigen Haufen, der aus zwölf

Zellen zusammengesetzt ist. Die Lagerung erfolgt unmittelbar auf die Hypodermis, die hier etwas faserig ausgebildet ist (*fas Hyp*).

Der Verlauf der Scolopidien ist, wie erwähnt, grundverschieden von dem des Subgenualorgans. Sie sind direkt distal gerichtet (Abb. 8 und 12 *ScDist*) und eng aneinander geschmiegt in einer doppelten Bogenreihe angeordnet. Ein Querschnitt durch die Scolopidien des Organabschnittes sieht fast bohnenförmig aus (Abb. 10 und 13 *Sc Dist*). An ihrem proximalen Ende stehen die Scolopidien mit der faserig ausgebildeten Hypodermis in Verbindung (Abb. 8 und 12 *fas Hyp*), wodurch sie einen festen Halt bekommen. Es ergeben sich ähnliche Bilder wie Schwabes Fig. 28. Eine feste Anheftungsstelle ist nicht vorhanden, sondern die Endschläuche inserieren an einer Membran, die ausgeht von der Basilarmembran der Hinterseite unmittelbar unter der Anheftungsstelle des Subgenualorgans (Abb. 8 und 11 *IMD*), den Blutkanal in schwach abwärtsgeneigter Richtung durchzieht und mit der Hypodermis der Vorderseite in Verbindung tritt. Eine Verbindung dieser Membran mit der Außenseite besteht nicht, wohl aber mit der Trachee, da sie sich mit der Matrix verbindet.

Akzessorische Zellen wie beim Subgenualorgan sind nicht vorhanden, der Lagerung der Scolopidien entsprechend.

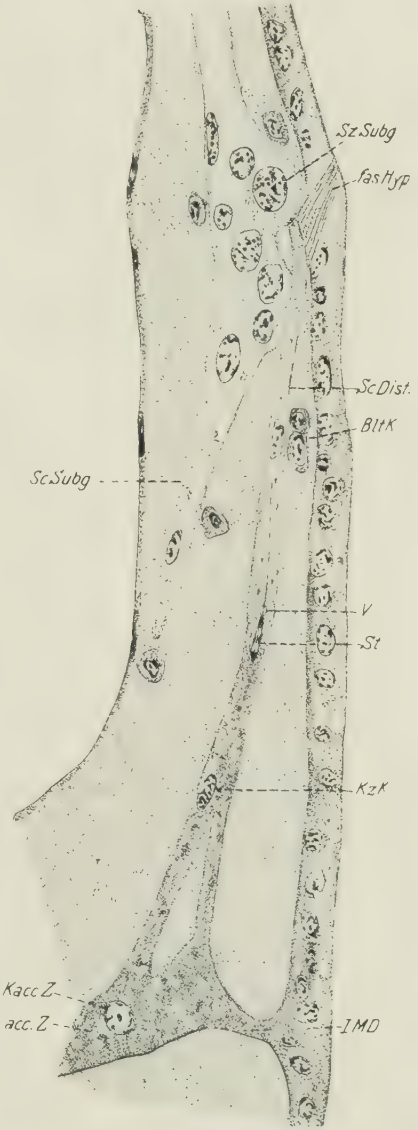

Abb. 12. Sagittaler Längsschnitt durch das Distalorgan von *Oedipoda coerulescens*. Der Schnitt ist so geführt, daß die äußeren Scolopidien des Distalorgans vollständig getroffen, die inneren des Subgenualorgans angeschnitten sind. Vergr. 630×.

Wie einleitend bemerkt wurde, ist dieser Abschnitt des Scolopalorgans aufzufassen als ein Homologon des Distalorgans der Blattiden, dem durch Anwendung desselben Namens Rechnung getragen ist. Die Übereinstimmung beider Organe besteht in ihrer Lagerung, in der Verbindung mit der Trachee und in dem distal gerichteten Verlauf der Scolopidien. Die unterschiedlichen Befunde, wie Sonderung der Sinneszellen von denen des Subgenualorgans, Anheftung der Insertionsmembran an der Vorder- und Hinterfläche sind nicht sehr maßgeblich für eine prinzipielle Unterscheidung beider Organabschnitte, die etwa im gleichen Verhältnis stehen wie die Subgenualorgane der Blattiden zu denen der Forficuliden. Während bei den Blattiden die Differenzierung zwischen dem Subgenualorgan und dem Distalorgan noch nicht sehr weitgehend ist, kann das Distalorgan der Acridier als selbständiger Abschnitt des Scolopalorgans sehr gut unterschieden werden.

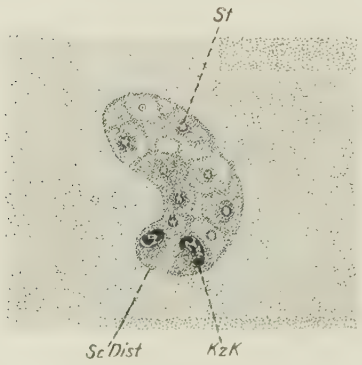

Abb. 13. Querschnitt durch das Distalorgan von *Oedipoda coerulescens*. Anordnung der Scolopidien in einer doppelten Bogenreihe. Vergr. 760×.

d) Die stiftförmigen Körper.

Schwabe gibt eine genaue Beschreibung der stiftförmigen Körper aus dem Tympanalorgan der Acridier. Es fallen nach ihm (S. 66) an den Stiftchen in der Seitenansicht »außer der dunklen knopfförmigen Masse, welche unterhalb der Spitze das Lumen des Stiftes erfüllt und den sogenannten Stiftkopf bildet, zwei dunkle, bandartige Zonen, die eine an der Basis, die andre in der Mitte des Stiftes auf«. In der Stiftwand verlaufen von der Spitze zur Basis zehn Rippen. Diese Rippen erfahren sowohl an der Basis wie in der Mitte eine Verdickung, und diese Verdickungen erwecken den Eindruck bandartiger Zonen bei Betrachtung des Stiftes in der Seitenansicht. Auf Querschnitten durch die Stiftchen treten die Rippen als halbkreisförmige Punkte hervor. In der basalen bandartigen Zone sind im Querschnitt nur fünf solcher Punkte vorhanden. Distal der basalen Bandzone spaltet sich also jede Rippe in zwei auf.

Der Stiftkopf ist nach Schwabe nicht einheitlich, sondern deutlich nach Wand und Inhalt zu unterscheiden. In der Wand des Kopfes sind

die Rippen noch deutlich zu unterscheiden. Der Inhalt »wird von einem Knöpfchen gebildet, welches an seiner Basis mit dem Achsenstrang in Verbindung steht bzw. aus ihm hervorgeht« (S. 68). Dieses Knöpfchen besteht aus fünf radiär gelagerten Abschnitten, die in der Mitte ein Lumen freilassen. Die Größenverhältnisse sind folgende: »Länge des Stiftes 23 μ, des Körpers (Entfernung von der Basis bis zum Stiftkopf) 17 μ, des Kopfes 6 μ. Durchmesser der Stiftbasis 1,5 μ, des Stiftes am Grunde des Kopfes (breiteste Stelle) 3 μ. Breite des unteren Ringbandes 7, des oberen 4 μ, die beiden hellen Zonen sind je 3 μ breit (S. 67).

Die stiftförmigen Körper des tibialen Scolopalorgans stimmen im wesentlichen überein mit denen des Tympanalorgans. In der Seitenansicht sind die bandartigen Zonen an der Basis und in der Mitte deutlich zu sehen (Abb. 14a, *bR mR*). Die auf Querschnitten leicht feststellbare Zahl der Rippen beträgt in der basalen Zone fünf (14b), in den distal davon gelegenen Teilen zehn (14c). Am Stiftkopf ist die Wand vom Inhalt wohl zu unterscheiden. Auch die Rippen sind in der Wand des Kopfes deutlich sichtbar (14d). Der Inhalt, also das Endköpfchen, ist jedoch etwas verschieden von dem der tympanalen Stiftchen. Er füllt den Kopf weiter aus als bei diesen und läßt ein Lumen, den Kopfkanal, nur im distalen Teile frei (14a *KK*). Irgendwelche Konturen, wie Schwabe sie in seinen Figuren distal vom Endknöpfchen angibt, habe ich niemals beobachtet. Die von Schwabe nachgewiesene Verbindung des Achsenfadens mit dem Kopfinhalt habe ich ebenfalls nicht gesehen.

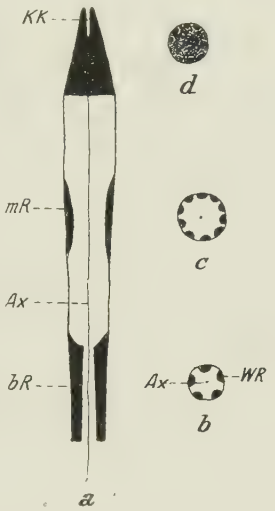

Abb. 14. Stiftchen von *Oedipoda coerulescens*, halbschematisch. a optischer Längschnitt, b Querschnitt durch die basale Ringbandzone, c durch die mittlere Ringbandzone, d durch den Kopf proximal vom Kopfkanal. Vergr. 3600×.

Die Unterschiede zwischen den tibialen und tympanalen Stiftchen halte ich nicht für wesentlich, da sie lediglich in einer Vermehrung des Endknöpfchens bei den tibialen Stiftchen bestehen. Auch die Größenunterschiede, die aus folgenden Maßen für die tibialen Stiftchen hervorgehen, sind nicht grundlegender Art:

Gesamtlänge des Stiftchens	18,32 μ	(23) μ[1]
Länge des Kopfes	3,5 μ	(6) μ

[1] Die in Klammern angegebenen Zahlen geben die Maße Schwabes für das Tympanalorgan wieder.

Länge des Körpers	15,32 μ	(17) μ
größte Breite (am Kopf)	2,83 μ	(3) μ
untere bandartige Zone	5,26 μ	(7) μ
obere bandartige Zone	3,1 μ	(4) μ

e) Zusammenfassung.

Von den Ergebnissen über das tibiale Scolopalorgan der Acridier läßt sich folgendes zusammenfassen.

1. Das Gesamtorgan besteht aus zwei Abschnitten, deren Sinneszellen an der Vorderseite des Beines in zwei getrennten Gruppen gelegen sind und deren Scolopidien einen absolut verschiedenen Verlauf haben. Die des proximalen Abschnittes verlaufen von der Vorder- bzw. Außenseite des Beines zu der an der Hinterfläche gelegenen Anheftungsstelle schräg durch den Blutkanal hindurch. Im zweiten Abschnitt sind die Scolopidien parallel zur Längsachse der Tibia orientiert, verlaufen also distalwärts. Die Innervierung beider Abschnitte erfolgt durch den Subgenualnerven.

2. Das gesamte Organ ist ein Homologon des Scolopalorgans der Blattiden. Während die subgenualen Abschnitte bei den beiden Formen gleich entwickelt sind, ist der distale Abschnitt der Acridier bedeutend stärker ausgebildet.

3. Die Stiftchen des tibialen Organs stimmen weitgehend überein mit denen des Tympanalorgans.

4. Phasmidae: Dixippus morosus.

a) Bau der Tibien.

Die Tibien sind langgestreckt und im Verhältnis zu ihrer Länge recht dünn. Während die Außenkante fast vollständig gerade ist, zeigt die Innenseite im proximalen Teile eine schwache Anschwellung, die diesem Teile ein wadenförmiges Aussehen gibt (Abb. 15 *Anschw*). An der Außenseite liegt kurz unterhalb des Kniegelenkes eine schwache Einschnürung, auf die eine rundliche Vorwölbung folgt (Abb. 15 *Vorw*). Diese Vorwölbung wird distal wieder von einer Einschnürung begrenzt, während sie vorn und hinten gleichmäßig in das Chitin der Wandung übergeht.

Diese Vorwölbung kommt auch *Bazillus Rossi* zu, allerdings liegt sie hier »stets auf der nach hinten gerichteten Seitenfläche« (Oyen, S. 14), also auf unsrer Hinterfläche, während sie bei *Dixippus* auf der Außenfläche liegt. Oyen gibt an, daß bei *Bazillus* der Sinnesapparat in dieser Vorwölbung liegt, was bei *Dixippus* nicht der Fall ist. Von einer

Tympanalisierung oder nur einer Andeutung von Tympani kann keine Rede sein.

Der Querschnitt der Tibia ist fünfeckig (Abb. 16), und zwar liegt eine Ecke innen, dem Körper zugewandt, zwei liegen vorn und zwei hinten. Den Ecken des Querschnittes entsprechen am Totalobjekt längsverlaufende Kanten, so daß die Gestalt der Tibia als eine sehr schlanke fünfseitige Pyramide bezeichnet werden kann. Zur Lagebestimmung der Organe bin ich genötigt, die Kanten und die zwischen den Kanten liegenden Flächen zu benennen, und ich glaube durch folgende Bezeichnungen eine eindeutige Lagebestimmung durchführen zu können (Abb. 16):

Kanten: Innenkante (*IK*), innere und äußere Vorderkante (*iVK* und *äVK*), innere und äußere Hinterkante (*iHK* und *äHK*).

Flächen: vordere und hintere Innenfläche (*vIFl* und *hIFl*), Außenfläche (*AFl*), Vorderfläche (*VFl*), Hinterfläche (*HFl*).

Es ist zu berücksichtigen, daß die äußere Vorder- und Hinterkante nicht so scharf hervortreten wie die drei andern, da die Außenfläche gerundet ist und allmählich in die Vorder- und Hinterfläche übergeht.

Oyen hat bei *Bazillus Rossi* ebenfalls einen fünfeckigen Beinquerschnitt festgestellt und eine ähnliche Bezeichnung angewandt. Da seine Orientierung des Beines anders ist als die durch Schwabe gebräuchlich gewordene, so mußte die Bezeichnung geändert werden.

Abb. 15. Totalansicht einer Mitteltibia von *Dixippus morosus*, um die wadenförmige Anschwellung der Innenseite und die geringe Anschwellung der Außenseite unterhalb des Kniegelenkes zu zeigen. Vergr. 2×.

Der im Femur einheitliche Tracheenstamm spaltet sich im Kniegelenk in zwei Äste, die hinten liegende Haupttrachee und die vorn liegende Nebentrachee 1 (Abb. 16 *HTr*, *NTr*1). In Höhe der distalen Sinneszellen des Subgenualorgans zweigt sich vom Haupttracheenstamm ein weiterer Nebenast 2 (Abb. 16 *NTr*2) nach hinten ab, durch welchen der Hauptstamm in die Mitte gedrängt wird. Kurz unterhalb dieser Teilungsstelle mündet der Nebenast 1 in den Hauptstamm ein, so daß dieser jetzt vorn, der Nebenast 2 hinten liegt. Beide verlaufen parallel zueinander distalwärts, der Hauptstamm an

der inneren Vorderkante, der Nebenast an der inneren Hinterkante. Zwischen beiden Ästen ist eine feine Membran ausgespannt, die in die Basilarmembran der Matrix übergeht und dadurch Muskelkanal und Blutkanal voneinander trennt.

Für *Bazillus Rossi* gibt Oyen nur den Haupttracheenstamm an und einen Nebenast. Die Tracheenstämme stehen in Beziehung zum Organ, »gewissermaßen seine Stütze bildend« (S. 16). Diese Beziehung ist jedoch nicht so eng, wie aus diesem Satz Oyens hervorgehen könnte, da nur ein Teil des Organs der Trachee sehr genähert ist, ohne jedoch mit ihr fest verbunden zu sein.

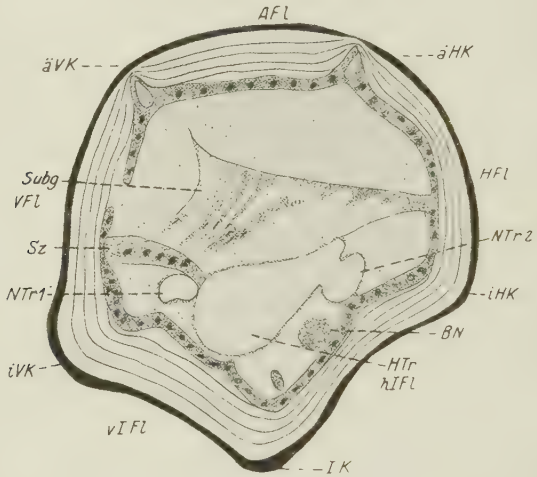

Abb. 16. Querschnitt durch eine rechte Vordertibia von *Dixippus morosus* in Höhe der Abzweigung des zweiten Nebenastes der Trachee. Vergr. 80×.

Die Innervierung des Organs erfolgt durch einen Nerven, der sich im Kniegelenk vom Femoralnerven abzweigt, an der Vorderseite des Beines distalwärts verläuft und sich bald unterhalb des Kniegelenkes in zwei Äste teilt. Dieser Nerv hat also den gleichen Ursprung wie der Subgenualnerv der Locustiden und Grylliden und wie die entsprechenden Nerven bei den andern bisher beschriebenen Formen. Er soll daher auch hier als Subgenualnerv bezeichnet werden. Er endet nicht bei dem Sinnesorgan, sondern verläuft in dem Außenwinkel zwischen Haupttrachee und Vorderfläche noch ein Stück distalwärts. Der zweite in die Tibia eintretende Nerv verläuft im Muskelkanal und teilt sich bald nach seinem Eintritt in zwei Äste, den Tibial- und den Tarsalnerven. Der Tarsalnerv zieht an der Innenkante distalwärts zum Tarsus, während der Tibialnerv an der zwischen den Tracheen ausgespannten Membran liegt.

Die distal vom Scolopalorgan gelegenen Sinnesorgane des Integumentes werden innerviert vom Tibialnerven. Dieser teilt sich unterhalb des Scolopalorgans in zwei ungleiche Äste, von denen der schwächere durch die zwischen den Tracheen ausgespannte Membran hindurchtritt, an der Vorderfläche entlang zur Außenfläche zieht und sich, schräg abwärts verlaufend, allmählich aufteilt.

Nach Oyen entspringt bei *Bazillus Rossi* der Subgenualnerv im Femur schon aus dem Beinnerven. Oyen nennt ihn Nervus acusticus. Diese Bezeichnung sagt jedoch zuviel aus über eine Funktion, die diesen Organen nur mit größtem Vorbedacht zuzuschreiben ist. Außerdem entspricht er dem Ursprunge und Verlaufe nach, wie erwähnt, dem Subgenualnerven der übrigen Orthopteren, so daß ich diese Bezeichnung gewählt habe und damit die Homologie dieser Nerven ausdrücken will. Auf Grund der gleichartigen Nerven bei *Bazillus* und *Dixippus* ist ein direkter Vergleich der Organe beider Formen möglich. Dieser Vergleich soll jedoch erst nach Darstellung meiner eigenen Befunde gegeben werden, um das Bild nicht zu verwischen.

b) Der Sinnesapparat.

α) Allgemeines.

Der Sinnesapparat besteht, einer Teilung des Nerven entsprechend, aus zwei scharf voneinander zu unterscheidenden Abschnitten. Oyen bezeichnet den proximalen Abschnitt als Subgenualorgan 1 und den sich daran anschließenden als Subgenualorgan 2. Subgenualorgan 1 entspricht durchaus dem Subgenualorgan der andern Formen, während das Subgenualorgan 2 dem als Distalorgan bezeichneten Abschnitt von *Blatta* und den Acridiern gleichzusetzen ist und demgemäß auch so bezeichnet wird. Die Gesamtheit des Scolopalorgans erinnert in einigen Teilen an das tibiale Scolopalorgan der Grylliden. Was Schwabe über das Organ der Grylliden sagt, trifft auch für *Dixippus* zu: eine scharfe Sonderung der Abschnitte ist nur durch sorgfältige Untersuchung möglich. In ihrem Aufbau sind die beiden Abschnitte äußerst unübersichtlich, da an einzelnen Stellen die Elemente sehr stark gehäuft sind. Außerdem überdeckt, von außen gesehen, das Subgenualorgan das Distalorgan derart, daß Totalpräparate kaum einen Einblick in den Aufbau gestatten und auch auf Querschnitten Teile beider Organe nebeneinander liegen (Abb. 23 und 24).

Die Sinneszellen des Subgenualorgans sind in einem Bogen angeordnet, der sich von der vorderen Trachee an der Vorderfläche entlang zur Außenfläche zieht bis in die Nähe der äußeren Hinterkante. Die

Scolopidien sind an der Hinterfläche angeheftet und so angeordnet, daß sie eine Art Mulde bilden. Das Lumen dieser Mulde ist von akzessorischen Zellen ausgefüllt und von einer Membran überzogen. Eine Verbindung dieses Organabschnittes mit der Trachee besteht darin, daß diese überziehende Membran mit der Matrix in Verbindung tritt.

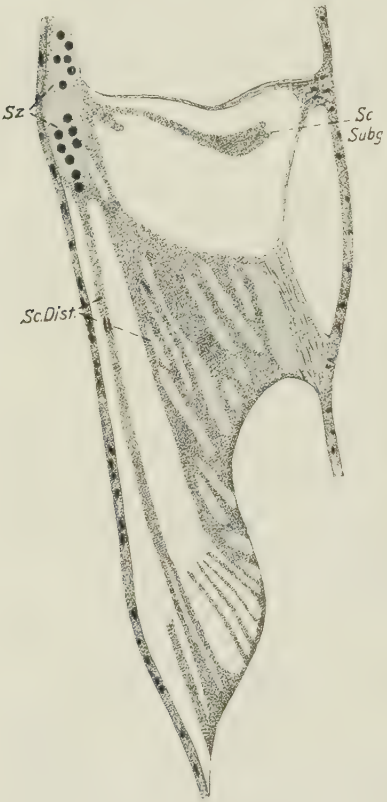

Abb. 17. Halbschematische Darstellung eines sagittalen Längsschnittes durch die linke Vordertibia von *Dixippus morosus*, um die fächerförmige Anordnung der Scolopidien des Distalorgans und ihre Ausbreitung zwischen Vorder- und Hinterfläche zu zeigen. Vergr. 100×.

Das Distalorgan schließt sich mit seinen Sinneszellen denen des Subgenualorgans unmittelbar an. Die Anordnung dieser distalen Sinneszellen ist jedoch ganz anders, da sie ähnlich denen des Trachealorgans der Grylliden und der Crista der Locustiden in einer ein- bis mehrschichtigen Reihe übereinander angeordnet sind (Abb. 26 *Sz*). Diese Reihe von Sinneszellen liegt in dem Außenwinkel zwischen vorderer Trachee und Vorderfläche. Die Scolopidien sind distal gerichtet und ihre Kappenzellen sind durch besondere, distal von diesen gelegene, akzessorische Zellen miteinander verbunden. Die Insertion erfolgt an einer Membran, die von der Vorder- zur Hinterfläche durch den Blutkanal zieht. Der ganze Organabschnitt ist in einzelnen Teilen der Trachee bis zur Berührung genähert, ohne jedoch eine Verbindung mit ihr einzugehen.

β) Verlauf des Sinnesnerven.

Im Kniegelenk zweigt sich vom Beinnerven der Subgenualnerv ab, der im Außenwinkel zwischen vorderer Trachee und der Hypodermis der Vorderfläche distalwärts verläuft. Unterhalb des Kniegelenkes, etwa in der Mitte zwischen diesem und der proximalsten Sinneszelle, teilt er sich in drei verschieden starke Äste. Der eine, 27, 28 μ starke Ast ist die direkte Fortsetzung des Subgenualnerven. Er behält den gleichen Verlauf bei und dient zur Innervierung der vordersten Sinnes-

zellen des Subgenualorgans und der Sinneszellenreihe des Distalorgans, endet jedoch nicht bei der distalsten, sondern verläuft weiter abwärts. In diesem weiteren Verlaufe teilt er sich in mehrere Äste auf, die einen Teil der Hautsinnesorgane inserieren. Der zweite, nur 13,64 μ starke Ast zieht von seiner Ursprungsstelle an der Vorderfläche entlang abwärts und innerviert die hier gelegenen Sinneszellen des Subgenualorgans, indem er sich in zahlreiche kleine Ästchen aufteilt, die fächerförmig angeordnet sind und zu den Sinneszellen hinziehen. Der Ast endet bei der hintersten, also distalsten Sinneszelle des Subgenualorgans. Der dritte Ast hat nur einen Durchmesser von 9,45 μ. Er zieht an der Vorderfläche entlang zur Außenfläche und dient zur Innervierung der äußeren Sinneszellen des Subgenualorgans. Er läuft dem Bogen der Sinneszellen parallel und gibt an jede von ihnen einen Ast ab, endet jedoch nicht hier, sondern verläuft in gleicher Richtung bis zur Hinterfläche. Er endet erst 25—30 μ unterhalb der äußersten Sinneszelle und versorgt einige Hautsinnesorgane.

γ) Das Subgenualorgan.

Wie schon kurz angedeutet wurde, sind die Sinneszellen in einem Bogen angeordnet. Dieser Bogen zieht von der vorderen Trachee an der Vorder- und Außenfläche entlang bis ungefähr zur äußeren Hinterkante. An der Vorderfläche sind die Sinneszellen stark gehäuft (Abb. 18), an der Außenfläche dagegen in einer ein- bis zweischichtigen Reihe angeordnet. Dieser an der Außenfläche liegende Bogen ist der Hypodermis direkt angelagert und abwärts geneigt. Eine Differenzierung der Hypodermiszellen ist nicht vorhanden. Auch die vorderen Sinneszellen liegen der Hypodermis direkt auf, nur im Bereich der äußeren Vorderkante ist die Verbindung mit der Hypodermis unterbrochen (Abb. 18 *äVK*). An der Vorderfläche sind die Hypodermiszellen etwas faserig ausgebildet (Abb. 18 *fHyp*). Die Zahl der Sinneszellen konnte ich ihrer räumlich unregelmäßigen Anordnung wegen nicht genau feststellen. Bei den ausgewachsenen Tieren ist sie entschieden größer als bei ganz jungen Exemplaren. Aus der Zahl der auf Querschnitten angeschnittenen Scolopidien schließe ich auf etwa 30.

Neben den Sinneszellen sind sowohl vorn, also dort, wo sie gehäuft sind, als auch außen an der ein- bis zwischichtigen Lagerung Kerne festzustellen, die kleiner und chromatinreicher sind als die der Sinneszellen und unregelmäßige Gestalt haben (Abb. 18 *NeurK*). Diese Kerne liegen neben der überziehenden Membran und neben der Hypodermis. Ob es sich um Kerne von Bildungszellen der erwähnten Membran handelt

oder um eine Fortsetzung der Neurilemmscheide ist schwer zu sagen. Ich möchte das letzte annehmen.

Gegen den Blutkanal hin sind die Sinneszellen durch die eben erwähnte Membran, die weiterhin als Deckmembran bezeichnet werden soll, abgegrenzt (Abb. 18 und 20 *DM*). Diese Deckmembran steht oberhalb der Sinneszellen mit der Basilarmembran der Hypodermis in Ver-

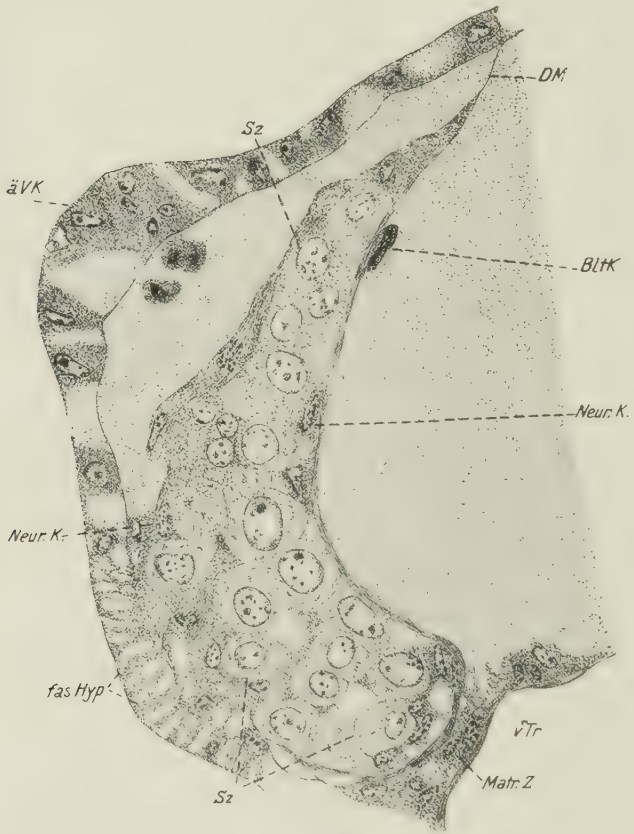

Abb. 18. Die vorderen Sinneszellen des Subgenualorgans von *Dixippus morosus* im Querschnitt der Tibia. Vergr. 480×.

bindung. Sie liegt den Sinneszellen direkt an und grenzt die vorderen gegen die Matrix ab. An dieser Stelle erscheinen die Matrixzellen etwas gehäuft und cylindrisch ausgebildet, so daß eine feste Verbindung zwischen der Deckmembran und der Matrix besteht (Abb. 18 *Matr Z*). Diese Verbindung wird also durch starke Ausbildung der Matrixzellen bewirkt, nicht durch Bindegewebe. Da, wo von den Sinneszellen die ersten Endschläuche nach hinten abgehen, biegt die Deckmembran

stumpfwinklich zum Blutkanal hin um und durchzieht diesen in Form einer schräg nach hinten geneigten Ebene, indem sie sich sowohl an der Außenfläche als auch an der Hinterfläche mit der Basilarmembran so verbindet, daß sie die hier gelegenen Teile des Scolopalorgans von oben her bedeckt. Mit ihrem inneren Rande steht die Deckmembran mit der Trachee in Verbindung (Abb. 21). Dadurch wird der Blutkanal fast vollständig abgeteilt. Zur Circulation des Blutes bleiben nur schmale Stellen frei an der äußeren Vorderkante und neben der Anheftungsstelle an der Hinterfläche.

Abb. 19. Querschnitt durch die Scolopidien des Subgenualorgans von *Dixippus morosus*, deren nach hinten gerichteter Verlauf und ihre Bedeckung mit einem Polster akzessorischer Zellen. Vergr. 400×.

Über die Größe des Organs geben folgende Zahlen am besten Aufschluß. Denkt man sich durch die proximalste Sinneszelle, also durch die Spitze des Organs und den am weitesten distal reichenden Teil je eine horizontale Ebene gelegt, so beträgt der vertikale Abstand dieser Ebenen 217 μ. Die distalsten Sinneszellen liegen vorn etwa 106 μ unterhalb der proximalsten. Die hinten gelegene Anheftungsstelle liegt noch in Höhe der distalsten Sinneszellen, und zwar beträgt ihr oberer Abstand von der durch die Organspitze gehenden Ebene 96 μ, ihr unterer Abstand 133 μ. Sie hat mithin eine vertikale Ausdehnung von 37 μ. Aus dieser Lage der Anheftungsstelle ergibt sich der zu beschreibende Verlauf der Scolopidien.

Durch diese Zahlenangaben ist auch die oben erwähnte Tatsache zu verstehen, daß das Subgenualorgan auf das Distalorgan übergreift. Der distalste Teil des Subgenualorgans liegt etwa 110 μ unterhalb der distalsten Sinneszellen. An diese distalsten Sinneszellen des Subgenualorgans schließen sich unmittelbar die des Distalorgans an. Der Übergreifende Teil des Subgenualorgans liegt außen und steht mit dem überdeckten Teil des Distalorgans in keiner Verbindung (Abb. 24).

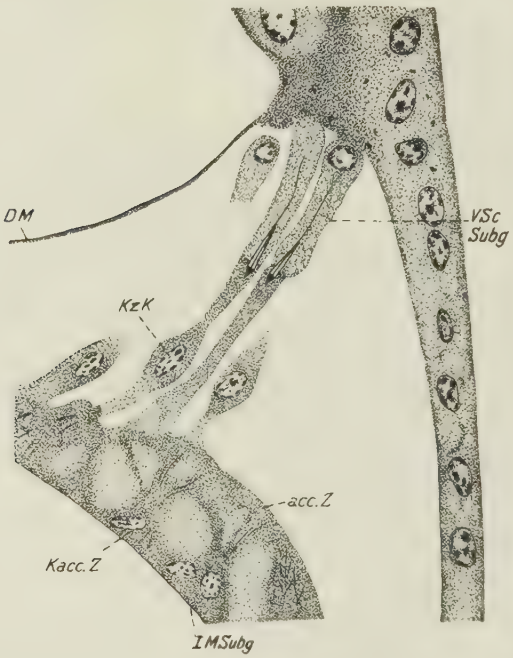

Abb. 20. Sagittaler Längsschnitt durch die Scolopidien des Subgenualorgans von *Dixippus morosus*, um deren distal gerichteten Verlauf und ihre Insertion an einer besonderen Membran durch akzessorische Zellen zu zeigen. Vergr. 480×.

Die Anheftungsstelle der Scolopidien des Subgenualorgans ist oben festgelegt worden. Der Verlauf der Scolopidien ist nicht ganz einheitlich. Für alle ist ein mehr oder weniger scharfer Knick proximal vor dem Stiftchen charakteristisch. Der Knick ist am schärfsten bei den vorderen und inneren, am schwächsten bei den äußeren Endschläuchen. Die inneren laufen ein Stück weit am Integument abwärts (Abb. 19 *iScSubg*) und biegen dann ziemlich rechtwinklig nach hinten um, so daß der das Stiftchen enthaltende Abschnitt mehr oder weniger horizontal liegt. In ihrem proximalen Teil liegen sie so dicht nebeneinander, daß sie sich berühren, ohne aber Plasmabrücken zu bilden. Distal der Kappenzellen dagegen sind sie durch Plasmabrücken miteinander verbunden. Ähnliche Plasmabrücken konnte ich schon bei den Kappenzellen der Cristae acusticae der Locustiden nachweisen in den mittleren und hinteren Extremitäten. Da die äußeren Sinneszellen der Anheftungsstelle näher liegen als die vorderen und inneren, so sind ihre Endschläuche kürzer als die andern. Sie verlaufen schräg abwärts nach hinten, ohne einen ausgesprochenen Knick aufzuweisen (Abb. 22). Auch hier sind die proxi-

malen Abschnitte voneinander getrennt, während sie distal der Kappenzellen durch Plasmabrücken verbunden sind. Der Verlauf der Scolopidien, die von den im Bereich der Vorderkante gelegenen Sinneszellen ausgehen, entspricht im ganzen dem der übrigen. Ein Teil von ihnen inseriert allerdings nicht an der Anheftungsstelle der Hinterfläche, sondern an einer besonderen Membran (Abb. 20 *IM Subg*), die sich distal der Sinneszellen im Blutkanal ausspannt und weiter unten genauer be-

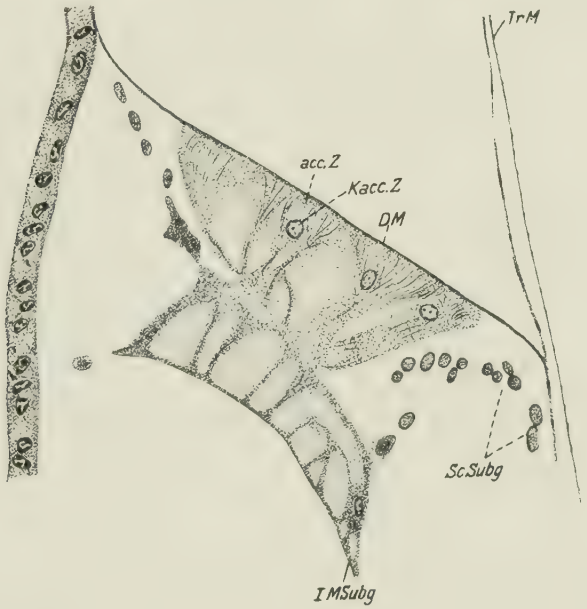

Abb. 21. Transversaler Längsschnitt durch das Subgenualorgan von *Dixippus morosus*. Die Annäherung der Scolopidien an die Trachee, ihre Bedeckung mit einem Polster akzessorischer Zellen, die sich an die Deckmembran anheften, und die Insertionsmembran der vorderen Scolopidien deutlich sichtbar. Vergr. 120×.

schrieben werden soll. Auch bei diesen Endschläuchen sind die erwähnten Plasmabrücken vorhanden.

Die Kappenzellen dieser letztgenannten Scolopidien heften sich nicht unmittelbar an, sondern durch Zwischenschaltung besonderer akzessorischer Zellen, so daß distal vom Stiftchen immer zwei Kerne zu finden sind (*KZK*, *KaccZ*, Abb. 20). Das gleiche ist beim Distalorgan der Fall und wird auch von Oyen angegeben. Schön hat dasselbe Verhalten bei *Formica* und *Camponotus* festgestellt.

Da die Anheftungsstelle der übrigen Scolopidien klein ist, können die Kappenzellen bzw. die akzessorischen Zellen nicht nebeneinander inserieren. Sie sind vielmehr ineinander verschlungen und umeinander

gedreht, so daß sie einen Haufen bilden, dessen Aufbau nicht genau zu erkennen ist.

Durch die Lage und Anordnung der Scolopidien wird eine unvollständige Mulde gebildet, die nur vorn und außen geschlossen, innen und hinten dagegen offen ist. Der obere Rand der geschlossenen Seiten wird von den Sinneszellen gebildet, die Wände von dem proximalen Teil der Endschläuche. Den Boden bilden die distalen Abschnitte von der Umbiegungsstelle an. Von oben her wird die Mulde von der vorher beschriebenen Deckmembran eingedeckt (Abb. 20—22 *DM*). Das Lumen der Mulde, das zwischen der Oberseite der Scolopidien und der Deckmembran liegt, wird ausgefüllt von einem Polster akzessorischer Zellen (Abb. 21, 22 *DM*, *accZ*). Diese sind mit ihrer Basis an der Deckmem-

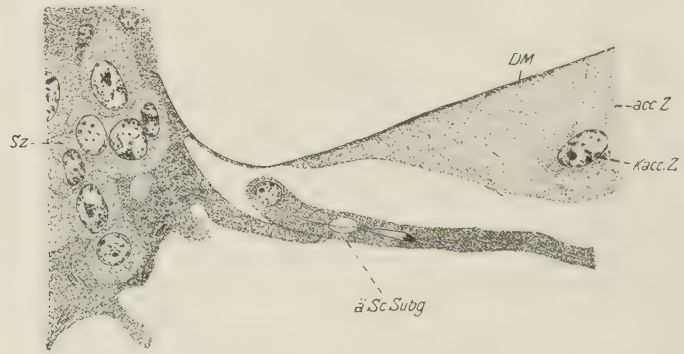

Abb. 22. Sagittaler Längsschnitt durch die äußeren, ziemlich horizontal liegenden Scolopidien des Subgenualorgans. Vergr. 480×.

bran, mit ihrer Spitze an der Oberseite der Endschläuche angeheftet und erscheinen dadurch strangartig ausgebildet (Abb. 21 *accZ*).

Die vorher erwähnte zweite Membran (Abb. 20 *LM Subg*) geht aus von der Basilarmembran der Außenseite unterhalb der äußeren Sinneszellen. Sie biegt nach unten ab und heftet sich an der Vorder- und Hinterfläche an. Die Gestalt dieser Membran entspricht ungefähr der Oberfläche eines sphärischen Dreiecks. Mit der Grundlinie ist dieses Dreieck unterhalb der äußeren Sinneszellen an die Hypodermis der Außenfläche angeheftet derart, daß die beiden Ecken auf der Vorder- und Hinterfläche liegen. Die Spitze liegt weiter unterhalb auf der Vorderfläche, so daß also der vordere Rand der Membran von der Vorderfläche ausgeht und bogenförmig zu ihr zurückläuft. Die konvexe Fläche dieser Insertionsmembran zeigt nach dem Innern des Beinlumens. Auf ihr inserieren die vorher besonders erwähnten Scolopidien. Außerdem inserieren hier

auch akzessorische Zellen, die sich an distal gerichtete Fortsätze besonderer Kappenzellen anheften. Die konvexe Seite zeigt nach außen und schließt zwischen sich und der Hypodermis der Außenfläche einen Raum ein, der ungefähr Linsengestalt hat. In diesen Raum kann durch die bogenförmigen Öffnungen vorn und hinten Blutflüssigkeit eindringen. Auf Querschnittserien erscheint die Membran als eine schwach gebogene Linie, die von der Vorder- zur Hinterfläche zieht (Abb. 23).

Wenn man aus dem Bau dieses Teiles des Organs einen Schluß auf seine Wirkungsweise ziehen darf, so kann man sagen, daß er wohl zur Spannung des Organs dient. Die Scolopidien des Subgenualorgans werden also durch obere und untere akzessorische Zellen in ihrer Lage fixiert.

Nach dem anatomischen Bau stimmt das Subgenualorgan von *Dixippus* im großen und ganzen mit dem gleichen Organ der Blattiden überein. Es hat im Prinzip die gleiche Anordnung der Elemente, sowohl in den Sinneszellen wie im Verlauf der Scolopidien und wird von einem homologen Nerven innerviert, so daß ein Vergleich zwischen diesen Organen sehr wohl möglich ist.

δ) Das Distalorgan.

Dieser Abschnitt des Scolopalorgans unterscheidet sich von dem eben beschriebenen durch eine ganz andre Lagerung der Sinneszellen und eine fächerförmige Anordnung der distal gerichteten Endschläuche. Er ist in seinem ganzen Aufbau übersichtlicher und leichter zu erkennen (Abb. 17 *ScDist*).

Wie in der allgemeinen Übersicht schon gesagt wurde, liegen die Sinneszellen in einer ein- bis mehrschichtigen Reihe übereinander an der Vorderfläche der Tibia in dem Außenwinkel zwischen vorderer Trachee und Hypodermis (Abb. 23, 24, 26 *SzDist*). Diese Reihe schließt sich unmittelbar den vorderen Sinneszellen des Subgenualorgans an derart, daß im Anfangsteil der Reihe drei bis vier Sinneszellen nebeneinander liegen (Abb. 26), während die Reihe am Ende nur noch einschichtig ist (Abb. 26). Die Länge dieser Reihe beträgt etwa 120—125 μ. Diese Zahl ist nicht genauer anzugeben, da die beiden Abschnitte sich so dicht aneinander fügen, daß es nur sehr schwer zu entscheiden ist, ob die eine Sinneszelle noch zum Subgenualorgan oder schon zum Distalorgan zu rechnen ist.

Die Innervierung dieser Reihe von Sinneszellen erfolgt durch einen Ast des Subgenualnerven. Dieser Ast ist, wie erwähnt, die direkte Fortsetzung des Nerven. Er läuft an der Reihe entlang und gibt an jede Zelle einen Zweig ab. Durch ihre ganze Lagerung erinnern diese Sinnes-

zellen sehr an die der Crista acustica der Locustiden und des Trachealorgans der Grylliden. Während aber bei diesen Formen die Innervierung durch den Tympanalnerven erfolgt, wird das Distalorgan von *Dixippus* vom Subgenualnerven innerviert, so daß ein Homologisieren nicht möglich ist.

Neben den Sinneszellen habe ich auch hier Zellen beobachtet mit kleinen chromatinreichen Kernen wie beim Subgenualorgan. Da die später zu beschreibende umhüllende Membran so gelagert ist, daß es sich hier nicht um deren Bildungszellen handeln kann, werde ich in der

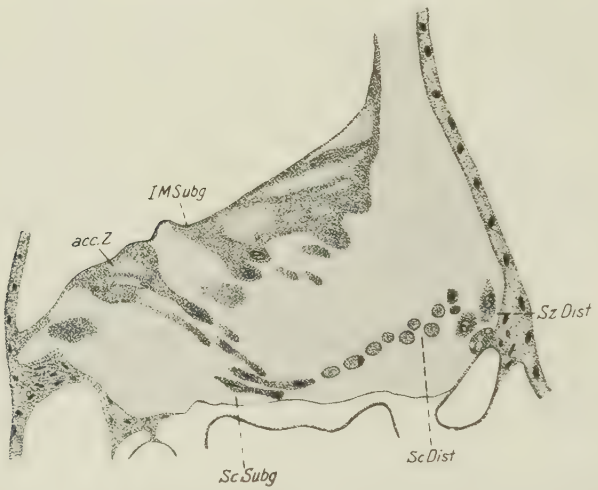

Abb. 23. Querschnitt durch eine linke Mitteltibia von *Dixippus morosus*. Die distalsten Scolopidien des Subgenualorgans und die proximalsten des Distalorgans getroffen. Die Scolopidien des Subgenualorgans ziehen zur Insertionsmembran. Vergr. 180×.

Annahme bestärkt, daß es sich bei diesen Zellen um eine Fortsetzung der Neurilemmscheide handelt.

Die Scolopidien des Distalorgans sind in ihrem ganzen Verlaufe gerade gestreckt, es fehlt ihnen also die im Subgenualorgan charakteristische Knickung (Abb. 26). Die Anordnung der Scolopidien ist fächerförmig, und zwar ziehen die proximalen schräg durch den Blutkanal nach hinten und unten (Abb. 24 *pr ScDist*), die distalen dagegen direkt distalwärts, fast parallel zum Integument (Abb. 24 *dist ScDist*). Die Ebene, in der die Scolopidien liegen, ist zwischen der Vorder- und Hinterfläche der Tibia ausgespannt.

Die Anheftungsstelle der proximalen Endschläuche liegt an der Hinterfläche der Tibia etwa 300 μ unterhalb der Anheftungsstelle des Subgenualorgans. Das Ende der distalen Endschläuche liegt an der

Vorderfläche etwa 900 μ unterhalb der proximalsten Sinneszelle des Organs. Zwischen diesen beiden Punkten der Vorder- und Hinterfläche sind die Endschläuche fächerförmig ausgebreitet, und zwar inserieren sie an einer Membran (Abb. 26 *ImDist*), die den Blutkanal bogenförmig durchzieht und den distalen Teil der Endschläuche fast vollkommen einhüllt. Innen zieht die Membran von der oberen Anheftungsstelle bogenförmig durch den Blutkanal und verbindet sich mit der Matrix der Trachee. Außen beschreibt die Membran einen gleichen Bogen, ist aber vorn an der Hypodermis angeheftet. Die Gestalt des Raumes, der von dieser Membran umschlossen wird, wäre also etwa dem einer flachen, spitzen Tüte zu vergleichen, in dem die distalen Teile der Scolopidien drin stecken. Der obere Rand dieser Tüte liegt in Höhe der hinteren, die Spitze an der vorderen Anheftungsstelle. Der vordere Rand der Tüte ist geradlinig und wird durch die Verbindung der Membran innen mit der Trachee und außen mit der Basilarmembran der Hypodermis dargestellt. Im Gegensatz dazu ist der hintere Rand gebogen und wird dadurch gebildet, daß die Membran das Organ hier vollständig umgreift.

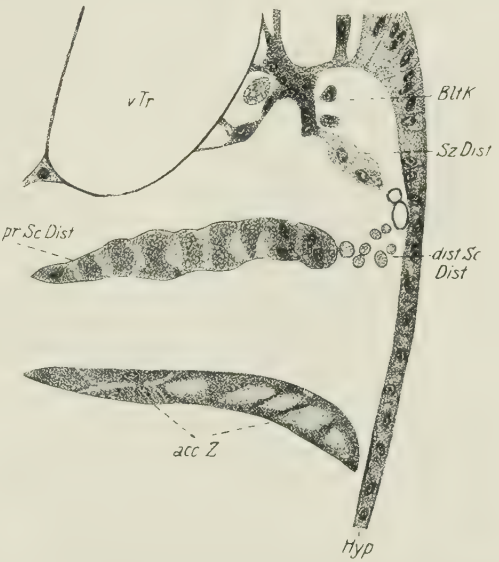

Abb. 24. Querschnitt durch eine rechte Hintertibia von *Dixippus morosus*. Der Schnitt ist etwas distaler geführt als in Abb. 23 und zeigt, von außen gesehen, die Überdeckung des Distalorgans durch das Subgenualorgan. Vergr. 130×.

Das Distalorgan ist also gegen den Blutkanal hin bis auf den proximalen Teil abgeschlossen. Durch die Räume zwischen den Endschläuchen dringt im proximalen Teil Blutflüssigkeit in den von der Membran abgegrenzten Raum ein, so daß in den Lücken und Räumen zwischen den Kappenzellen überall Blutflüssigkeit vorhanden ist. Die für die Locustiden charakteristische »hyaline Zwischensubstanz« fehlt also. Die Kappenzellen sind aber ziemlich eng aneinander gelagert, so daß sie sich im proximalen Teil gegenseitig abplatten, ohne aber Plasmabrücken auszubilden (Abb. 25). An die Kappenzellen schließen sich ak-

zessorische Zellen unmittelbar an, die dann an der umhüllenden Membran inserieren. Diese akzessorischen Zellen sind durch Plasmabrücken in mannigfacher Weise miteinander verbunden (Abb. 26 *Plbr*).

Die histologischen Elemente sind in beiden Organabschnitten, soweit sie in beiden gleichzeitig vorkommen, gleich. Die Sinneszellen sind oval und besitzen runde bis ovale Kerne vom typischen Aussehen der Sinneszellenkerne, mit wenig Chromatin, das in größeren und kleineren Brocken unregelmäßig verteilt ist. Neben den Sinneszellen liegen in beiden Fällen die erwähnten kleineren Zellen mit dem dunkler gefärbten Plasma, die ich für eine Fortsetzung der Neurilemmscheide halte. Von jeder Sinneszelle geht ein Sinneszellenfortsatz aus, der an seinem distalen Ende verdickt ist und so das Stiftchen bildet. An der Basis der Stiftchen liegt die schon von den Blattiden und Acridiern her bekannte Vacuole (Abb. 27 *V*). Der Inhalt dieser Vacuole hat das gleiche helle, homogene Aussehen wie der Inhalt des Stiftchens. Der Sinneszellenfortsatz ist von einer Hüllzelle umgeben, deren Kern im Subgenualorgan vor der Umbiegungsstelle der Scolopidien, im Distalorgan ungefähr am Ende des ersten Drittels der Zelle liegt. Meist sind ihre Kerne nicht kugelig, sondern mehr diskusartig. Auf Querschnitten erscheint die Hüllzelle dunkel, der Sinneszellenfortsatz als heller Kreis, in dem sich der Achsenfaden als dunkler Punkt deutlich kennzeichnet. Die Stiftchen ragen mit ihrem distalen Teil in die Kappenzellen hinein. Diese sind langgestreckt und enthalten runde bis ovale, ziemlich chromatinreiche Kerne. Bei beiden Organen sind zwischen den Kappenzellen und den darauf folgenden akzessorischen Zellen keine Zellgrenzen zu sehen, wie etwa Schön für die Hymenopteren angibt und wie es zwischen den Hüll- und Kappenzellen der Fall ist, sondern die Protoplasmen gehen vollständig ineinander über (Abb. 26).

Abb. 25. Teil eines Querschnittes durch eine rechte Hintertibia von *Dixippus morosus* in Höhe der proximalen Scolopidien des Distalorgans, um deren gegenseitige Abplattung ohne Ausbildung von Plasmabrücken zu zeigen. Vergr. 130×.

In den meisten Präparaten erscheint der Achsenfaden als ein einheitlicher Strang, so daß es fraglich erscheint, ob er aus Fibrillen aufgebaut ist, wie SCHWABE angibt und wie FRIEDRICH (1928) für *Locusta vir.* bestätigen konnte. In einigen mit FLEMMING konservierten Prä-

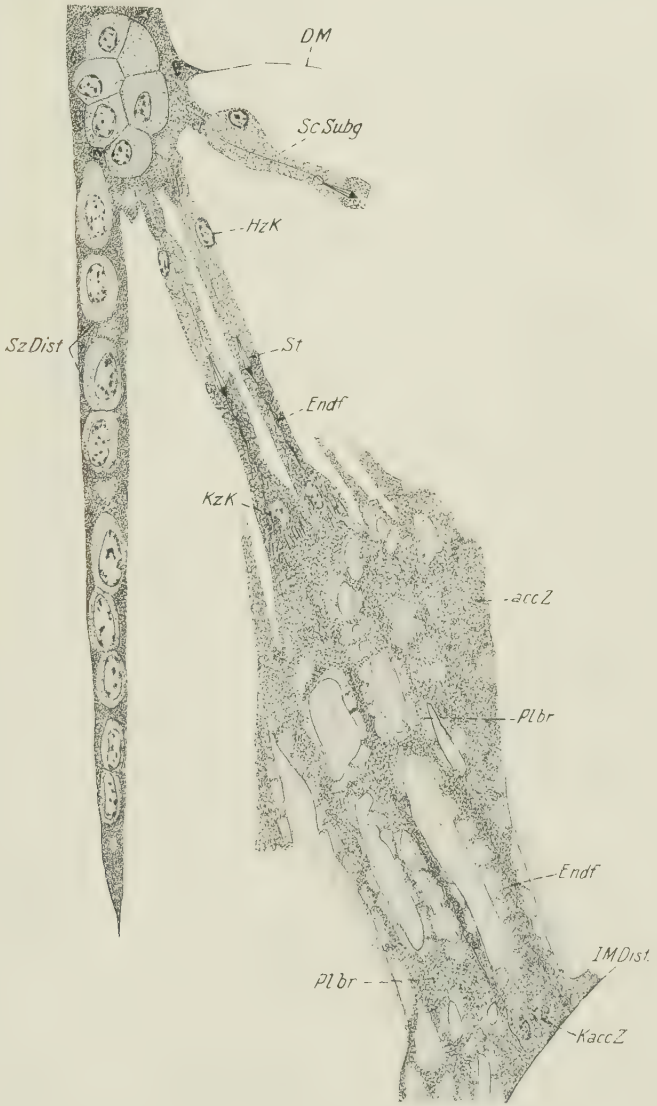

Abb. 26. Sagittaler Längsschnitt durch eine linke Mitteltibia von *Dixippus morosus*. Anordnung der Sinneszellen des Distalorgans in einer Reihe übereinander, distal gerichteter, gerader Verlauf der Scolopidien, Anheftung an der umhüllenden Membran mit Hilfe akzessorischer Zellen und deren Plasmabrücken deutlich sichtbar. Vergr. 400×.

paraten konnte ich aber feststellen, daß der einheitlich erscheinende Strang aus mehreren eng aneinander gelagerten, sehr dünnen Fasern aufgebaut ist. Wieweit die verschiedenen Befunde auf die Einwirkung der verschiedenen Konservierungsmittel zurückzuführen sind, d. h. wieweit es sich um Macerations- oder Verklebungserscheinungen handelt, vermag ich nicht zu entscheiden. Ich neige entschieden der Auffassung zu, daß der Achsenstrang ein Bündel von Neurofibrillen ist.

Die Stiftchen sind ganz einfach gebaut und setzen sich aus dem Körper und dem Köpfchen zusammen (Abb. 27, 28). Der

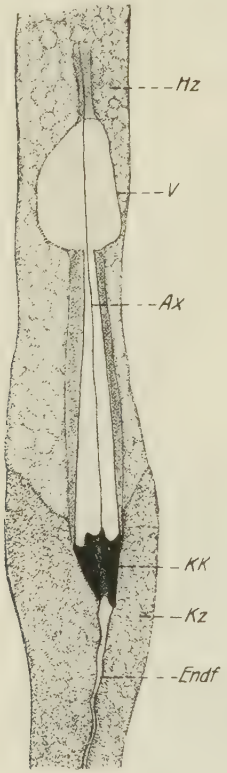

Abb. 27.

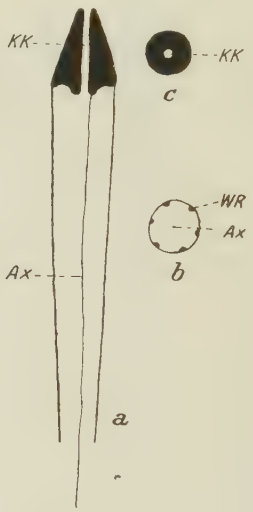

Abb. 28.

Abb. 27. Distales Ende des Sinneszellenfortsatzes. Die Darstellung des Stiftes und dessen Zusammenhang mit dem Sinneszellenfortsatz stimmt nicht ganz überein mit der im Text entwickelten Ansicht, da die außerordentliche Feinheit der Verhältnisse nicht immer ein klares Erkennen ermöglichte. Die Fortsetzung der Stiftspitze in den Endfaden und die Vacuole an der Stiftbasis deutlich erkennbar. Vergr. 2330×.

Abb. 28. Schematische Darstellung der Stiftchen von *Dixippus morosus*. a optischer Längsschnitt, b Querschnitt durch den Körper, c durch den Kopf. Vergr. 2800×.

Stiftkörper stellt einen aus Wand und Inhalt bestehenden drehrunden, bolzenförmigen Körper dar, der zum proximalen Ende hin langsam konisch zuläuft und hier gerade abgestutzt ist, so daß eine ringförmige Öffnung zum Durchtritt des Achsenfadens entsteht. Dem distalen Ende des Stiftkörpers ist das Köpfchen als ein an der Spitze abgerundeter Kegel mit

der Basis aufgesetzt. In der Wand des Körpers sind sechs schwach hervortretende Längsrippen vorhanden (Abb. 28 *bWR*). Während bei den übrigen Orthopterenfamilien mit komplizierter gebauten Stiftchen in den Längsrippen besondere Verdickungen ausgeprägt sind als sogenannte bandartige Zonen, sind die Rippen hier ganz gleichmäßig.

Das Stiftköpfchen ist nicht einheitlich aufgebaut, sondern weist bei allen Stiftchen in der Mitte eine kanalartige Durchbohrung, den Kopfkanal auf (Abb. 28 *KK*). Dieser Kopfkanal erscheint wie ein Schornstein, der sich über die Basalfläche hinweg noch ein kleines Stück weit in das Lumen des Stiftkörpers hinein als ringwallartige Erhöhung fortsetzt. Die Basalfläche des Köpfchens ist dadurch nicht eben, sondern erscheint im Längsschnitt zwischen Kopfkanal und Wand eingebuchtet (Abb. 27, 28). Eine Unterscheidung zwischen Kopfwand und Inhalt ist nicht zu machen.

Im Innern des Stiftkörpers verläuft der Achsenfaden als dünner einheitlicher Strang in der Mitte entlang, ohne die Wand zu berühren, bis zum Stiftkopf (Abb. 27 *Ax*). Er heftet sich, ohne besondere Differenzierungen aufzuweisen, an die in das Lumen hineinragende ringwallartige Erhöhung an.

Von der Spitze des Stiftchens zieht ein Fortsatz durch die Kappenzelle und die darauf folgende akzessorische Zelle hindurch bis zu der Membran, an der die Endschläuche inserieren (Abb. 27 *Endf*). Dieser Fortsatz erscheint als ein vielfach geschlängelter doppelter Faden, der aus dem distalen Rande des Kopfkanals hervorzugehen scheint. Das Auftreten dieses Endfadens ist eine sehr schöne Bestätigung für die bei *Forficula* gefundenen Verhältnisse und bestärkt die Ansicht, daß der Endfaden eine Verbindung des Sinneszellenfortsatzes mit dem Integument darstellt.

Einen ähnlichen fadenförmigen Fortsatz gibt Schwabe in seiner Fig. 17b für die Acridier an, und Vogel erwähnt ihn ausführlich in seiner Arbeit über das Tympanalorgan der Singzikaden. Beide Autoren halten ihn für ein Artefakt. Endgültig kann diese Frage wohl nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen entschieden werden.

Die Stiftchen sind lang und schmal. Über ihre Größenverhältnisse geben folgende Zahlen am besten Aufschluß:

Gesamtlänge	22,74 μ
Kopflänge.	5,44 μ
Länge des Körpers .	17,30 μ
größte Breite	3,38 μ (am Kopf gemessen)

c) Zusammenfassung.

Die wesentlichsten Ergebnisse aus der Untersuchung des tibialen Scolopalorgans von *Dixippus* sind folgende:

1. Das Gesamtorgan besteht aus zwei Abschnitten, die dem Subgenualorgan und Distalorgan der Blattiden und Acridier homolog zu setzen sind und daher mit denselben Namen belegt werden. Als zwei verschiedene Scoloparien sind diese Abschnitte nicht anzusprechen, da sie von Ästen des gleichen Nerven innerviert werden.

2. Die Sinneszellen des Subgenualorgans liegen bogenförmig am Integument entlang an der Vorder- und Außenfläche und werden von zwei Ästen des Subgenualnerven innerviert. Die Scolopidien inserieren nicht an einer einheitlichen Anheftungsstelle, sondern heften sich an zwei besonderen Stellen an, deren eine am Integument der Hinterfläche liegt, während die andre eine im Beinlumen ausgespannte Membran ist.

3. Das Distalorgan ist dem gleichen Organ der Blattiden und Acridier gegenüber bedeutend mehr entwickelt. Seine Sinneszellen schließen sich denen des Subgenualorgans unmittelbar an, sind aber in einer ein- bis mehrschichtigen Reihe übereinander angeordnet analog den bei den Locustiden und Grylliden in der Crista bzw. im Trachealorgan vorliegenden Verhältnissen. Die Innervierung erfolgt durch einen Ast des Subgenualnerven. Die Scolopidien sind fächerförmig angeordnet in einer Ebene, die zwischen der Vorder- und Hinterfläche des Beines ausgespannt ist. Sie werden umhüllt von einer tütenartig gebogenen Membran, an der sie inserieren.

4. An die Kappenzellen schließen sich in beiden Organabschnitten akzessorische Zellen an, durch welche die Inserierung erfolgt. Zwischen diesen akzessorischen Zellen bestehen zahlreiche Plasmabrücken.

5. Von der Stiftspitze geht ein feiner Faden aus, der die Kappenzelle und die sich daran anschließende akzessorische Zelle vollständig durchsetzt. Dieser Endfaden ist wahrscheinlich als eine rudimentäre Verbindung der Sinneszelle mit dem Integument aufzufassen.

d) Vergleich mit Bacillus Rossi.

Ein Vergleich der hier wiedergegebenen Resultate mit den Angaben Oyens ergibt ein prinzipielle Übereinstimmung, wenn auch in manchen Punkten, hauptsächlich beim Homologisieren mit andern Formen, wesentliche Abweichungen vorhanden sind. Der Bau der Tibien ist bei *Dixippus* und *Bazillus* gleich, so daß ich hierauf nicht einzugehen brauche. Die Nerven beider Formen sind ebenfalls homolog. Oyen

sagt (S. 14): »Für die Innervierung des Organs ist ein Nerv, den ich wegen seiner Beziehung zum Gehörapparat ‚Nervus acusticus' nennen will, bestimmt. Derselbe geht etwa in der Mitte des Femur vom Femoralnerven, der in der Tibia zum Tibialnerven wird, ab und verläuft an der Außenseite des stärkeren tibialen Tracheenstammes nach unten.

Etwa in der Höhe der Teilungsstelle der Trachee versorgt er das Organ mit zwei Ästen.«

Die Homologie der beiden Nerven ist mit dem gleichen Ursprung im Femoralnerven gegeben. Ein Unterschied besteht allerdings darin, daß die Teilung bei *Bazillus* schon in der Mitte des Femur erfolgt, während bei *Dixippus* die Teilungsstelle erst im Kniegelenk liegt. Oyen nennt den Nerv Nervus acusticus und hält Töne, Luftschwingungen für die adäquaten Reize dieser Sinnesorgane, ohne in seinen physiologischen Bemerkungen einen Anhalt dafür geben zu können. Ich ziehe es vor, diesen Nerven daher mit dem Subgenualnerven der Locustiden zu homologisieren und ihn so zu benennen. Bei *Dixippus* konnte ich feststellen, daß der Nerv an das Sinnesorgan drei Äste abgibt, während Oyen für *Bazillus* deren nur zwei angibt. Bei der sonst gleichen Morphologie der Tibia und des Organs glaube ich, daß Oyen den zweiten an das Subgenualorgan herantretenden Nerven übersehen hat.

Über die Gesamtheit des Organs findet sich bei Oyen folgende Angabe (S. 18): »Das Organ selbst setzt sich ähnlich wie das der Locustiden aus drei Abteilungen zusammen. Ein Homologon der Graberschen Crista acustica und dem sogenannten Zwischenorgan der Locustiden können wir in einem eigentümlichen Ganglienzellenkomplex erblicken, den ich mit dem Namen Ganglienzellenleiste belegt habe. Diese Ganglienzellenleiste ist es, welche als Verbindungsschaltung zwischen dem Nervus acusticus und den beiden andern Abteilungen des Gehörapparates, nämlich dem Subgenualorgan 1 und 2, welche sich aus Scolopophoren zusammensetzen, fungiert.«

Wie schon aus diesen Bemerkungen Oyens hervorgeht und wie er in seiner Beschreibung der drei Abteilungen etwas später ausführt, handelt es sich bei der Ganglienzellenleiste lediglich um die zu beiden Organabschnitten gehörenden Sinneszellen. Nach unsrer heutigen Kenntnis, die im wesentlichen durch Graber begründet ist, also auch schon im großen und ganzen Oyen bekannt sein mußte, gehören die Sinneszellen unbedingt zu den »Scolopophoren«, sind keinesfalls von dem die Stiftchen enthaltenden Abschnitt zu trennen. Also kommt eine Dreiteilung des Organs nicht in Frage. Noch weniger angängig ist es

aber, diese Sinneszellen als solche zu homologisieren mit einem ganzen selbständigen Organ, wie Oyen es tut, wenn er die »Ganglienzellenleiste« homolog setzt dem Zwischenorgan und der Crista der Locustiden. Abgesehen davon, daß infolge der Innervierung der Organe durch nicht homologe Nerven zwischen den Organen nicht homologisiert werden kann, ist es doch nicht möglich, die Sinneszellen des einen Organs mit dem gesamten andern Organ in Vergleich zu setzen. Von den drei Abteilungen Oyens halten also nur zwei der Kritik stand, nämlich sein Subgenualorgan 1 und 2.

Subgenualorgan 1 entspricht unserm Subgenualorgan. Charakteristisch ist die Knickung der Scolopidien und die Umhüllung des Organs durch zwei Membranen von oben und von unten. Diese Verhältnisse sind also bei beiden Formen die gleichen. Ob auch die gesamte Anatomie, d. h. die Anordnung der Elemente gleich ist, läßt sich nicht entscheiden, da bei Oyen keine Angaben darüber vorhanden sind.

Die Auseinandersetzungen Oyens über das Subgenualorgan 2, unser Distalorgan, sind so unklar und so wenig ausführlich, daß ein Vergleich kaum möglich ist. »Die Sinneszellen (soll wohl heißen Endschläuche) sind schräg gespannt; an den Sinneszellen, welche die untere Hälfte des Körpers und den distalen Schenkel der Ganglienzellenleiste darstellen, beginnend, nehmen sie zu den Hypodermiszellen der entgegengesetzten Fläche ihren Verlauf und finden in einer Membran, die sich schräg von oben und hinten nach unten und vorn zwischen dem Integument ausspannt, ihre Stütze« (S. 25). Die Scolopidien sind also auch hier zwischen Vorder- und Hinterfläche ausgespannt, und ebenso ist unsre Insertionsmembran vorhanden.

In den Endschläuchen sind drei Kerne vorhanden, ein proximaler, ein Zwischenkern und ein distaler Kern. Oyen stellt die Verhältnisse so dar, als lägen die Kerne alle drei in einem Zelleib. Der proximale Kern gehört wohl zur Hüllzelle, der Zwischenkern zur Kappenzelle und der distale Kern zu der sich an die Kappenzelle anschließenden akzessorischen Zelle. Es sind also bei beiden Formen distal der Kappenzellen noch akzessorische Zellen vorhanden, die die Insertion des Organs zu erfüllen haben.

Den Bau der Stiftchen hat Oyen nicht richtig erkannt. S. 21 heißt es: »Auf Querschnitten weisen dieselben einen kreisrunden Kontur auf. Der Kopf des Stiftchens ist stets spitz in die Länge gezogen; auf einigen Schnitten erhielt ich von den Stiftchen das Bild einer zweizinkigen Gabel, doch führe ich diese Erscheinung auf eine zu schwache Färbung des Kopfes zurück.

Einen durch den Kopf des Stiftchens hindurchgehenden Kanal, wie ihn z. B. von Adelung an den Stiftchen der Locustiden beschreibt, habe ich nie gesehen; vielmehr erscheint der Kopf auf fast allen Schnitten als massiver, schwarz gefärbter spitzer Kegel.«

Die Erscheinung, daß manche Stiftchen wie eine zweizinkige Gabel aussehen, erklärt sich sehr einfach dadurch, daß infolge einer sehr schrägen Schnittführung der Stiftkopf auf den nächsten Schnitt zu liegen kommt. Die Fig. 10 Oyens macht ganz und gar diesen Eindruck. Da Oyen eine Mindeststärke von 5 μ bei seinen Schnittserien angewandt hat, kann er den tatsächlich vorhandenen Kopfkanal nicht gesehen haben. Von den in der Wand des Stiftes vorhandenen Rippen erwähnt er ebenfalls nichts. Die vorhererwähnte Fortsetzung des Stiftkopfes, den Endfaden, hat Oyen wohl gesehen, aber nicht als solchen erkannt (S. 22): »Distal vom Zwischenkern können wir scheinbar als direkte Fortsetzung des Stiftchens den axialen Teil der Nervenendfaser, den Achsenfaden Bolles Lees, als starken, häufig unterbrochenen, intensiv gefärbten und manchmal sich stark windenden Strang wieder auftauchen sehen.

In manchen Präparaten scheint diese Achsenfaser aus einem massiven Achsenteil und einem diesen umhüllenden Endschlauch zu bestehen. Man sieht nämlich häufig den Inhalt der Achsenfaser in einzelne Stückchen zerlegt, während die Umhüllung die Stückenden als feine Seitenlinien miteinander verbindet.«

Oyen interpretiert hier Bolles Lee in einer Weise, die gerade das Gegenteil von dem angibt, was dieser sagt. Bolles Lee lehnt nämlich die Auffassung des Endfadens als eine Fortsetzung der Achsenfaser grundsätzlich ab. Wesentlich ist nur, daß Oyen den Endfaden auch bei *Bazillus* festgestellt hat.

5. Locustiden und Grylliden.

Wie einleitend bemerkt wurde, gingen die Untersuchungen über die tibialen Scolopalorgane der Orthopteren aus von der Kenntnis der in den Vordertibien der Locustiden und Grylliden vorhandenen Tympanalorgane und von der Feststellung, daß auch die atympanalen Mittel- und Hintertibien der Locustiden ganz ähnliche Scolopalorgane enthalten. Ursprünglich sollten in vorliegender Arbeit die Subgenualorgane dieser beiden Formen einer vergleichenden Bearbeitung unterzogen werden. Es geht aber nicht an, die Subgenualorgane von den mit ihnen verbundenen Scoloparien zu trennen, so daß also eine vergleichende Untersuchung der tibialen Scolopalorgane der Locustiden und Grylliden

über den Rahmen dieser Arbeit hinausgegangen wäre und auf einer breiteren Basis später durchgeführt werden soll. Ich beschränke mich hier lediglich auf einige allgemeine Vergleiche auf Grund der Literaturangaben.

Der anatomische Bau der Tibien dieser beiden Familien ist vollständig übereinstimmend mit dem der hier untersuchten Formen mit Ausnahme der Forficuliden. Das Lumen der Tibia ist durch die central liegende Trachee in den äußeren Blut- und inneren Muskelkanal getrennt. Die Trachee spaltete sich unterhalb des Kniegelenkes in zwei Äste, die in den Vordertibien unmittelbar aneinander gelagert sind, in den Mittel- und Hintertibien dagegen durch »Bindegewebe« voneinander getrennt werden. Der Subgenualnerv dieser beiden Familien ist, wie mehrfach erwähnt, dem gleichen Nerv der andern Formen homolog, während dem Tympanalnerven, der den größten Teil des Scolopalorgans innerviert, ein Homologon nach dem jetzigen Stande unsrer Kenntnis zu fehlen scheint. Die tympanale Differenzierung des Integumentes an den Vordertibien ist ein Produkt der letzten phylogenetischen Entwicklung und an dieser Stelle nur möglich gewesen infolge des außerordentlich komplizierten Baues der Scolopalorgane. Es bestehen nun aber augenscheinlich gewisse Korrelationen zwischen der Ausbildung der Flügel, und damit des Stridulationsapparates, und der Ausbildung der Trommelfelle. Daß sich dieser Korrelation auch die Scolopalorgane anfügen, ist zu vermuten, wenn auch erst weitere Untersuchungen diese Frage entscheiden können. Ich glaube aber hier mit einer bejahenden Antwort rechnen zu können, da ich bei der Locustide *Leptophyes punctatissima* Verhältnisse fand, die eine Bestätigung dieser Vermutung so gut wie sicher erscheinen lassen.

Das Scolopalorgan liegt auch bei den Locustiden und Grylliden in allen drei Beinpaaren in dem äußeren Blutkanal, und zwar ist es in allen drei Beinpaaren übereinstimmend gebaut, wenn sich auch mehr oder weniger große Unterschiede zwischen den Organen der Vorder- und denen der Mittel- und Hintertibien finden (vgl. Friedrich 1927, 1928). Wieweit diese Unterschiede durch das Vorhandensein der Trommelfelle an den Vordertibien bedingt sind, kann natürlich nur auf Grund eines umfassenden Vergleichsmaterials entschieden werden. Das gesamte Scolopalorgan besteht aus mehreren Scoloparien, nämlich den Abschnitten, die vom Subgenualnerven, und denen, die vom Tympanalnerven innerviert werden. Durch die Teilung des Scolopalorgans in mehrere Scoloparien wird, wie eingangs ausgeführt wurde, das einheitlich erscheinende Subgenualorgan in zwei Scoloparien zerlegt. Auf die Möglichkeit und Berechtigung dieses Vorgehens wurde ebenfalls verwiesen.

Die Subgenualorgane im engeren Sinne der Locustiden und Grylliden sind nach Bau, Lagerung und Innervierung einerseits untereinander, anderseits mit den gleichen Organen der andern Formen zu homologisieren. Wie sich aber der als Supratympanalorgan bezeichnete Abschnitt und die andern Scoloparien in den Rahmen der tibialen Scolopalorgane einfügen, ist ohne weitere Untersuchung nicht zu entscheiden. Es sind also auf diesem Gebiete noch zahlreiche, eng miteinander verbundene Probleme vorhanden, die nur durch eingehende vergleichende Untersuchungen zu lösen sind.

C. Zusammenfassung und Auswertung der Ergebnisse.

Bei einer zusammenfassenden Betrachtung der Ergebnisse muß ich ausgehen von den im Verlaufe der Darstellungen angedeuteten Homologiebetrachtungen. Ich habe dabei immer in erster Linie den Ursprung des Nerven berücksichtigt. Die Bedeutung des Nervensystems für entwicklungsgeschichtliche Betrachtungen hat Plate (1922, 1924) eingehend beleuchtet. Den Homologiebegriff begründet Naef (1919) auf der »idealistischen Morphologie« und bezeichnet »morphologisch gleichwertige« Organe als homolog. Ich schließe mich der andern Auffassung an, die unter Homologie »entwicklungsgeschichtliche, genetische Gleichwertigkeit« versteht. Entwicklungsgeschichtliche Gleichwertigkeit zweier Organe besagt nicht, daß das eine Organ sich aus dem andern entwickelte, sondern daß beide aus einer gemeinsamen Anlage hervorgegangen sind. Zu diesem Homologiebegriff sagt Naef (1919, S. 41): »Man mache sich klar, welch grober Denkfehler in dieser ‚Definition' steckt: Es handelt sich doch zunächst nicht darum, daß Teile wie Schwimmblase und Lunge aus etwas Gemeinsamem entstanden sind, sondern nur darum, daß ihnen bei der ‚Stammform etwas Einziges entsprach', das eben wieder ihr ‚Homologon' darstellte. Der Homologiebegriff der idealistischen Morphologie stekt also noch immer in der ‚Definition'.«

Hier von einem Denkfehler zu sprechen, dürfte kaum berechtigt sein. Die entwicklungsgeschichtliche Definition ist klar und eindeutig. Schwimmblase und Lunge sind einander homolog, weil beide sowohl in ihrer ontogenetischen wie phylogenetischen Entwicklung aus gleichen Anlagen, Ausstülpungen des Pharynx, hervorgegangen sind. Das zwischen zwei Descendenten einer Ausgangsform bestehende Verhältnis ist doch ein andres als das zwischen der Ausgangsform und je einem der Descendenten bestehende. Also ist die Ausgangsform nicht unmittelbar in gleichem Sinne das Homologon der Descendenten, wie Naef in

dem oben angeführten Satz schreibt. Ich finde hier keinen »Denkfehler«. Die idealistische Morphologie läßt das Prinzip der Entwicklung zurücktreten. Da ich aber glaube, daß zum Verstehen des Formenreichtums das Prinzip der Entwicklung notwendig ist, halte ich mich an die entwicklungsgeschichtliche Definition.

Meines Wissens ist der Homologiebegriff zuerst in der Medizin angewandt und dann in der Botanik folgerichtig fortgeführt worden. Man denke nur an die Reihe, die von den Moosen über die homosporen, heterosporen Farne und Gymnospermen zu den Angiospermen führt. Mit Hilfe idealistischer Typenfolge wäre diese Reihe kaum abzuleiten gewesen, dazu gehörte das Prinzip der Entwicklung. Nun ist nicht einzusehen, warum der in der einen Disziplin mit großem Erfolg angewandte Begriff nicht in gleicher Weise auf verwandte Dinge Anwendung finden soll. Ich halte also Homologie für entwicklungsgeschichtliche Gleichwertigkeit.

Bei dieser Auffassung des Homologiebegriffes ist bei den Sinnesorganen selbstverständlich der innervierende Nerv nach seinem Ursprung zu berücksichtigen, denn Nerv und Sinnesorgan gehören als eine Einheit notwendigerweise zusammen. Schön (1911) hat nachgewiesen, daß der Subgenualnerv in der ontogenetischen Entwicklung der Hymenopteren als eine Wucherung des Ectoderms angelegt wird, die sich proximal mit dem Beinnerven, distal mit dem Sinnesorgan verbindet. Wenn nun, wie anzunehmen ist, auch der Tympanalnerv der Orthopteren als Wucherung des Ectoderms entsteht, so muß er sich später mit dem Brustganglion verbinden, da er bei der Imago von diesem ausgeht. Nach dieser Annahme ergibt sich also, daß bei einer Form in der Ontogenese zwei verschiedene Nerven des Sinnesorgans angelegt werden, nämlich der Subgenualnerv und der Tympanalnerv der Locustiden und Grylliden. Subgenual- und Tympanalnerv haben also eine verschiedene Ontogenese, woraus man auf eine verschiedene Phylogenese zu schließen berechtigt ist. Aus dieser Überlegung heraus ist die Auffassung Eggers (1924), als Scoloparien nur die von selbständigen Nerven innervierten Sinneszellenkomplexe zu bezeichnen, durchaus berechtigt und damit die im Anschluß an diese Auffassung durchgeführte Teilung des äußerlich einheitlichen Subgenualorgans der Locustiden und Grylliden in Subgenualorgan im engeren Sinne (vom Subgenualnerven innerviert) und Supratympanalorgan (vom Tympanalnerven innerviert). Es ergibt sich weiter die Berechtigung zu homologisieren zwischen den tibialen Scolopalorganen von *Forficula*, *Blatta*, Acridiern und *Dixippus* untereinander und mit dem Subgenualorgan der Locustiden und Grylliden.

Ich habe schon früher (1927) die Organe in den drei Beinpaaren der Locustiden als homolog bezeichnet. Das ist mit der gleichen Berechtigung geschehen, mit der die Vorderextremitäten der Wirbeltiere z. B. einerseits miteinander, anderseits mit den Hinterextremitäten homologisiert werden, sowohl bei zwei verschiedenen Individuen als auch bei einem Einzeltier. Für diese Art der Homologie braucht Eggers (1928) die Ausdrücke »homodynam« (nach Gegenbaur) und »serial homolog«, während Jakobshagen (1924) von einer »promorphologischen Homologie« spricht. Homodynam und serial homolog sind aber nur besondere Ausdrücke für eine bestimmte Art der Homologie. Diese besonderen Ausdrücke halte ich nicht für notwendig, da sie bei ihrer Anwendung einer Erklärung bedürfen, also nichts vereinfachen. Wollte man die von Gegenbaur gegebenen Unterarten der Homologie logisch anwenden, so käme man, wie ich später zu zeigen gedenke, zu ganz unmöglichen Wortspielen. Ich halte selbst bei besonderen Verhältnissen die Ausdrücke Homologie und homolog für vollkommen ausreichend und wende sie dementsprechend an.

Betrachten wir nun von dieser Grundlage ausgehend die gewonnenen Ergebnisse, so sehen wir, daß die Subgenualorgane und die mit ihnen in Zusammenhang stehenden Scoloparien sich in einer Reihe anordnen lassen, die mit der einfachsten Organform von *Forficula* beginnt und über verschiedene Stufen, die verschiedenen Ausbildungsgraden entsprechen, zu der hochkomplizierten Form fortschreitet, wie wir sie bei den Locustiden finden (Abb. 29). Die Ausgangsform ist ganz gering entwickelt und vollständig einheitlich (Abb. 29a). Bei der zweiten Stufe sehen wir zunächst eine bedeutend reichere Entfaltung des eigentlichen Subgenualorgans und außerdem eine geringe Differenzierung, die sich in verschiedenem Verlaufe der Scolopidien ausprägt, während die Sinneszellen noch ganz einheitlich gelagert sind (Abb. 6 und 29b). Die dritte Form weist, wenn ich den Ausdruck »Entwicklung« hier anwenden darf, eine weitere Entwicklung im gleichen Sinne auf (Abb. 8 und 29c). Der subgenuale Abschnitt ist vollständig übereinstimmend, der distale Abschnitt dagegen ist selbständiger geworden insofern, als jetzt die Sinneszellen beider Abschnitte voneinander getrennt sind, zwei gut voneinander zu unterschiedende Gruppen bilden. Außerdem sind die Scolopidien des distalen Abschnittes in sich zu einem Ganzen zusammengeschlossen, so daß erst aus den bei dieser Form vorliegenden Verhältnissen die Berechtigung der Einführung eines besonderen Namens hervorgeht. Der distale Abschnitt darf aber nicht als ein selbständiges Scoloparium gewertet werden, da er nicht von einem selbständigen

Nerven, sondern nur von einem Ast des Subgenualnerven innerviert wird. Als viertes Glied der Reihe wäre das Scolopalorgan von *Dixippus* und *Bazillus* anzuschließen (Abb. 29d). Das Subgenualorgan ist im Prinzip übereinstimmend mit den Formen a, b und c ausgebildet, wenn auch etwas weiter entwickelt. Die in der Beschreibung dargestellten Unterschiede dürfen vernachlässigt werden. Das Distalorgan zeigt aber

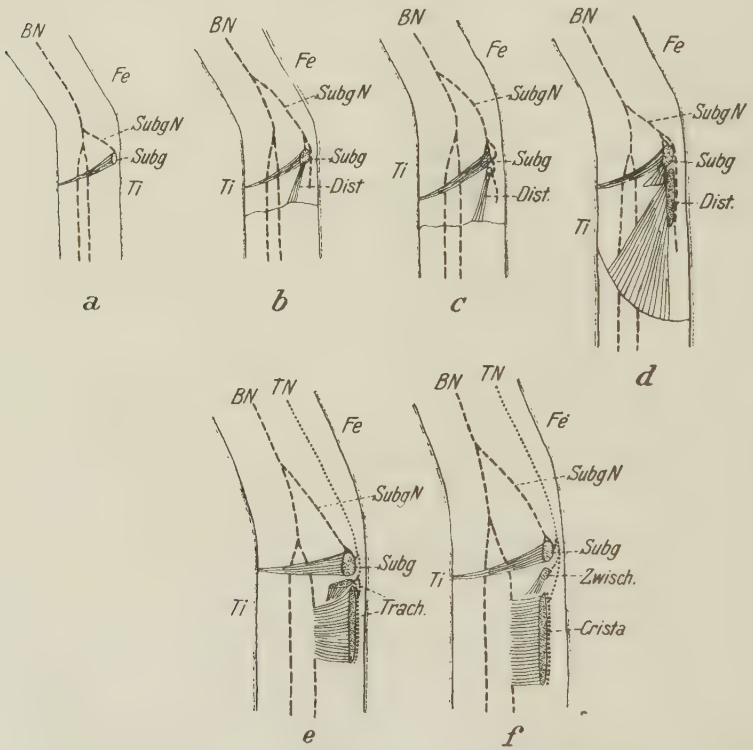

Abb. 29. Schematische Darstellung der Tibien mit den Scolopalorganen der hier untersuchten Formen, um deren sich steigernde Komplizierung und die Möglichkeit einer reihenförmigen Anordnung zu zeigen. a *Forficula*, b *Blatta orientalis*, c *Oedipoda coerulescens*, d *Dixippus morosus*, e Grylliden, f Locustiden.

eine bedeutend größere Entfaltung. Seine Sinneszellen sind nicht mehr in einem Haufen angeordnet wie bei den Acridiern, sondern in einer Längsreihe und sind bedeutend vermehrt. Die Scolopidien sind ebenfalls distal gerichtet, doch ist ihre Anordnung fächerförmig und ihre Insertion durch besondere Membranen bedeutend kompliziert.

Bis hierher ist die Reihe ziemlich abgeschlossen, die einzelnen Glieder fügen sich zwanglos aneinander. Eine Lücke besteht vielleicht zwischen dem Organ der Acridier und dem der Phasmiden, doch bin ich

der festen Überzeugung, daß bei einer andern noch nicht untersuchten Orthopterenfamilie, vielleicht bei den Mantiden, Formen von Acridiern oder Phasmiden Organe vorhanden sind, die diese Lücke ausfüllen werden. Es mag eigenartig erscheinen, daß bei den Phasmiden die Organe komplizierter gebaut sind als bei den Acridiern, trotzdem diese allgemein höher differenziert sind als jene. Diese Erscheinung wird erst geklärt werden können, wenn eine von Graber (1882) ausgesprochene Vermutung durch exakte Untersuchungen entweder bewiesen oder widerlegt worden ist. Graber schließt nämlich aus der Tatsache, daß neben den Locustiden und Grylliden auch die Blattiden und Acridier Subgenualorgane besitzen, und daß die Acridier außerdem thoracale[1] Scolopalorgane aufweisen, darauf, daß auch bei den übrigen Familien der Orthopteren thoracale Organe vorhanden sind. Wenn diese Vermutung eine Bestätigung erfahren sollte, würde eine vergleichende Untersuchung dieser Organe bei den Acridiern und Phasmiden wesentliches Material liefern für die Lösung des Problems, das in dem eben angedeuteten Verhältnis der tibialen Scolopalorgane dieser beiden Formen liegt. Es hat vorläufig wenig Sinn sich hier in Vermutungen zu ergehen.

Zunächst ist die ausgeführte Reihe nach rein morphologischen Gesichtspunkten aufgestellt und als »gleitende Reihe« zu bezeichnen. Dadurch aber, daß ich in der Beschreibung immer zwischen den einzelnen Formen homologisiert habe, ist nach dem Begriff der Homologie ein entwicklungsgeschichtliches Prinzip in die Reihe hineingelegt worden. Die Subgenualorgane sind in allen Fällen als homologe Bildungen anzusprechen, d. h. sie haben sich aus einer gemeinsamen Ausgangsform heraus entwickelt. Welche der vier Formen der Ausgangsform am nächsten steht, wird eine weitere Überlegung zeigen. Das Distalorgan der Blattiden ist so einfach gebaut, daß es als der Ausgangsform der Distalorgane am nächsten stehend bezeichnet werden kann. Nun gibt es zwei Möglichkeiten zur Beantwortung der angeschnittenen Frage. Entweder man betrachtet das einheitliche Organ von *Forficula* als der Ausgangsform am nächsten stehend und leitet die komplizierteren Formen von hier aus ab, oder aber man sieht in dem Blattidenorgan eine der Ausgangsform nahestehende Erscheinung und spricht bei den Organen der Acridier und Phasmiden von einer Weiterentwicklung, bei dem Forficulidenorgan dagegen von einer Reduktion. Ich halte diese zweite Möglichkeit für die wahrscheinlichere, da sie am besten das

[1] Da die Innervierung vom Metathoracalganglion aus erfolgt, sind die Organe wahrscheinlich dem Thorax zuzurechnen. Den morphologischen Verhältnissen würde die Bezeichnung thoraco-abdominal am besten gerecht.

Vorhandensein der beiden Äste des Subgenualnerven verständlich macht. Demnach würde die Reihe also so zu lesen sein, daß das Blattidenorgan an den Anfang gestellt wird und, da es der Ausgangsform am nächsten steht, nicht mit Vorzeichen versehen wird, das Forficulidenorgan dagegen ein negatives, die Organe der Acridier und Phasmiden positive Vorzeichen erhalten müßten, um die Reduktion bzw. Weiterentwicklung zum Ausdruck zu bringen. Ich möchte betonen, daß ich nicht eine Entwicklung des einen Organs aus dem andern annehme, sondern daß ich in den einzelnen Gliedern der Reihe Endglieder einzelner Entwicklungsreihen, die von einer gemeinsamen Anlage ausgehen, sehe.

Diese entwicklungsgeschichtlichen, phylogenetischen Betrachtungen sind vorläufig aber nur Spekulationen, denen eine breitere Basis und vor allem Untersuchungen der Ontogenese noch fehlen, so daß ich sie nur unter allen Vorbehalten gegeben haben möchte und die Reihe in der angegebenen Folge a—b—c—d lese, sie also vom rein morphologischen Standpunkt aus werte. Wacker (1925) hat bei einer vergleichenden Untersuchung der antennalen Sinnesorgane der Hymenopteren eine ganz ähnliche Reihe festgestellt, die von normalen, aufrecht stehenden Sinneshaaren über verschiedene Stufen »niedergelegter« Haare zu den Porenplatten führt. Es ist auch bei dieser Reihe möglich, sogar wahrscheinlich, daß die einzelnen Glieder in phylogenetische Beziehung zu setzen sind. In erster Linie handelt es sich aber um Berücksichtigung morphologischer Gesichtspunkte. Ich glaube, daß sich eine ganze Anzahl derartiger Reihen aufstellen lassen wird bei genauer Auswertung des vorliegenden Materials. Es sei nur auf die verschiedene Ausbildung der Endfäden an den Stiften hingewiesen (siehe unten). Eine solche Reihe wäre z. B. aufzustellen für die Stiftchen, die von den mit dem Integument unmittelbar verbundenen Formen an den Halteren der Dipteren zu den Cristastiften der Locustiden führen würde. Aus der Zusammenstellung dieser angedeuteten Reihe geht hervor, daß sie lediglich vom morphologisch-anatomischen, nicht vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus gewertet sein will.

Die anatomische Ausgestaltung der Tibien der Orthopteren ist, mit Ausnahme der Forficuliden, sehr übereinstimmend, sowohl in bezug auf die Trachee und die Sonderung in Blut- und Muskelkanal wie auch in bezug auf den Subgenualnerven, seinen Ursprung im Beinnerven und seine Äste. Mit fast schematischer Regelmäßigkeit kehren die Erscheinungen bei den drei Formen wieder. Das abweichende Verhalten von *Forficula* in dieser Beziehung kann auch am besten durch Reduktion erklärt werden.

Es wäre nun zu untersuchen, wie das gesamte Scolopalorgan der Grylliden und Locustiden an die Reihe anzuschließen ist. Sehen wir zunächst einmal von der verschiedenen Innervierung des Scolopalorganes dieser beiden Formen ab, so ergibt sich, daß sich das Organ der Grylliden dem der Phasmiden mühelos anfügen läßt. Der subgenuale Abschnitt bedarf keiner weiteren Erläuterung, da die Lagerung der Sinneszellen, die Anordnung und Insertion der Scolopidien in beiden Fällen nur geringfügige Differenzen aufweisen. Die Übereinstimmung des »Trachealorgans« der Grylliden mit dem »Distalorgan« der Phasmiden scheint bei einem Vergleich der Übersichtsbilder von Schwabe und Oyen klar zu sein. Allerdings ist die Anordnung der Sinneszellen, wie bei der Beschreibung des Distalorgans schon erwähnt wurde, weitgehend übereinstimmend. Während nun aber die Scolopidien des Trachealorgans an einer ziemlich eng umschriebenen Anheftungsstelle der Außenseite des Beines inserieren, werden die des Distalorgans durch eine Membran zwischen der Vorder- und Hinterfläche der Tibia in ihrer Lage fixiert, stehen also entgegen den Angaben Oyens nicht in unmittelbarer Beziehung zur Außenfläche, doch in bedeutenderem Maße als der entsprechende Organabschnitt der Acridier. Eine große Ähnlichkeit zwischen den gesamten Scolopalorganen der Grylliden und Phasmiden läßt sich nicht leugnen. Beim Vergleiche beider Formen taucht aber eine große Schwierigkeit auf, sobald man die Innervierung berücksichtigt, die bei den Phasmiden lediglich durch den Subgenualnerven erfolgt, während bei den Grylliden nur ein Abschnitt des Subgenualorgans von dem zweifellos homologen Subgenualnerven innerviert wird, der andre subgenuale Abschnitt und das Trachealorgan durch den Tympanalnerven mit dem Centralnervensystem in Verbindung stehen. Für diese Erscheinung eine Erklärung zu finden, dürfte vorläufig ziemlich unmöglich sein. Allenfalls spielt eine Funktionssteigerung, wie sie schon in der wachsenden Komplizierung der Organe ausgesprochen ist, eine wesentliche Rolle. Die Tympanalisierung kann dabei unberücksichtigt bleiben, da das Auftreten der Tympani sicherlich an die letzten Stadien der phylogenetischen Entwicklung gebunden ist (Demoll).

Bei den Locustiden ist das Scolopalorgan ausgezeichnet durch die Crista acustica. Während das Subgenualorgan im engeren Sinne den Subgenualorganen der andern Formen homolog ist und das Supratympanalorgan mit dem der Grylliden übereinstimmt, fehlen dem Zwischenorgan und der Crista acustica eindeutige Homologa. Schwabe hält eine Homologisierung zwischen der Crista und dem Trachealorgan für nicht möglich, wenn er auch zugibt, daß »eventuell eine Gruppe

von Sinnesendschläuchen, die sich bei den Locustiden als Zwischenorgan differenziert haben« (S. 117), ein Homologon haben in einem proximalen Abschnitt des Trachealorgans. Da er einräumt, daß »das äußerlich einheitliche Trachealorgan möglicherweise aus zwei genetisch zu sondernden Abschnitten besteht« (S. 127), so wäre vielleicht in dem proximalen trachealen Abschnitt ein Homologon des Zwischenorgans zu sehen, während der distale tracheale Abschnitt zu der Crista in Beziehung zu setzen wäre.

Diese Gedanken sind aber wegen des geringen vorliegenden Vergleichsmaterials nicht als endgültig aufzufassen, sondern sie können nur auf eine mögliche Lösung der Frage hindeuten. Die Schaffung eines größeren Vergleichsmaterials wird die Aufgabe weiterer Arbeiten sein.

Weitere allgemein wichtige Ergebnisse sind folgende: Die bei *Forficula* vorliegenden Verhältnisse zeigen deutlich, daß das Stiftchen den terminalen verdickten Abschnitt des Sinneszellenfortsatzes darstellt und daß der Endfaden als eine Fortsetzung des Stiftes, mithin als eine Verlängerung des Sinneszellenfortsatzes aufzufassen ist. Ich glaube die bei *Forficula* gewonnenen Erkenntnisse auf die andern Formen übertragen zu dürfen, wenn die dort vorliegenden Verhältnisse auch nicht mit so einwandfreier Sicherheit entschieden werden konnten. Da die Zellgrenzen zwischen Hüll- und Kappenzelle (Deckzelle) bei *Forficula* in Höhe des Stiftes sehr deutlich zu sehen waren, ist auch für die andern Formen das gleiche Verhalten anzunehmen. Die Befunde Schwabes und Friedrichs, daß die Hüllzelle das Stiftchen bei den Locustiden distal umgreift, bedürfen daher um so dringender einer Nachprüfung, die in der eingangs erwähnten Arbeit gegeben werden soll.

Folgende Fragen sind jetzt also im Prinzip entschieden:

1. Der Stift ist nicht ein intracellulares Gebilde, wie Schwabe annimmt, auch kein Produkt der Hüllzelle (Hensen, Berlese), sondern das verdickte terminale Ende des Sinneszellenfortsatzes. Die bei den Locustiden früher gemachten Befunde bedürfen einer Nachuntersuchung.

2. Der Endfaden geht vom distalen Stiftende aus und ist somit als eine (rudimentäre?) Verbindung der Sinneszelle mit dem Integument aufzufassen.

3. Die Hüllzelle dürfte in allen Fällen in Höhe des Stiftes an die Kappenzelle angrenzen und mit dem Integument in keiner Verbindung mehr stehen. Der Endfaden wird lediglich von der Kappenzelle umhüllt.

Vogel (1923) hält die Vacuole an der Basis der Stifte für eine durch verschiedene Spannungszustände bedingte Erscheinung. Es muß nun

eigenartig berühren, daß im vorliegenden Falle an den komplizierter gebauten Stiften (Blattiden, Acridier, Phasmiden) immer eine Vacuole auftritt, an den einfachen Stiften von *Forficula* dagegen vermißt wird. Ich neige daher eher zu der Ansicht, daß die Vacuole eine mit dem Stift in organischer Beziehung stehende Bildung ist.

Den regelmäßig auftretenden Achsenfaden hält Vogel (1923) für einen Stützapparat des Sinneszellenfortsatzes, mit welcher Ansicht er ganz vereinzelt dasteht. Die Aufspaltung des Achsenfadens in Fibrillen haben nur Schwabe (1906) und Friedrich (1928) gesehen. Eine erneute Bestätigung dieses Befundes war im Laufe dieser Arbeit leider nicht zu erreichen, doch spricht die Endigung des Achsenfadens an dem Stiftköpfchen (Endknöpfchen), in Form einer Aufspaltung, wie sie gelegentlich beobachtet wurde, und die beobachtete Aufspaltung in Fibrillen gegen die Auffassung Vogels.

Über die Natur der Stiftchen liegen bisher so gut wie keine Untersuchungen vor. Lediglich auf Grund von Analogieschlüssen nehmen wir eine chitinöse Zusammensetzung dieser Gebilde an. Hensen schloß aus ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Kalilauge auf ihre chitinige Natur. Vogel und Wacker erwähnen besonders ihre Fähigkeit, Heidenhains Hämatoxylin in der gleichen Weise aufzunehmen wie das integumentale Chitin. Ich habe Mallorys Farbgemisch angewandt und gefunden, daß die Stiftchen sich nach Diaphanolbehandlung in gleicher Weise rotorange färben wie die äußere Schicht des integumentalen Chitins. Sie heben sich dann deutlich von den blau gefärbten Hüll- und Kappenzellen ab, wenn diese Färbemethode zum Studium histologischer Feinheiten auch wenig geeignet ist. Mit Farbstoffen, die mit Natrium nucleinicum Boehringer blockiert waren, eine Methode, auf die Herr Prof. Prell mich in anderm Zusammenhange aufmerksam machte, wurden die gleichen Resultate wie mit nicht blockierten Farben erzielt.

Es wurde dann versucht, die in dem Abschnitt über Material und Methode angegebene Schulzesche Chitinreaktion auszuführen. Dabei stellte sich heraus, daß die Reaktion überhaupt nur eintritt bei einem gewissen Zutritt von Luft. Wurde sie in geschlossenen Cuvetten ausgeführt, so blieb die typische Violettfärbung des Chitins ganz aus. Wurden die Objektträger mit der Reaktionsflüssigkeit überschüttet in derselben Weise, in der man Blutausstriche färbt, so ergaben sich positive Resultate nur da, wo bei Schräghaltung des Objektträgers nur wenig Flüssigkeit vorhanden war. Dort färbten sich leuchtend violett die äußere Schicht des Chitins, die mit Eisenhämatoxylin tief schwarz

gefärbt wird wie die Stiftchen, der Spiralfaden der Trachee und einige dünne feine Linien, die wahrscheinlich zarte Membranen chitiniger Natur darstellen. Die innere Schicht des Körperchitins blieb völlig ungefärbt, ebenso die Stiftchen. Da die Methode also in bezug auf die Stiftchen an Schnittpräparaten nur negative Resultate ergab trotz mehrfacher Wiederholung und unter Anwendung von stets frisch angesetzter Lösung, habe ich die Reaktion an frischem Material auszuführen versucht, jedoch mit dem gleichen negativen Resultat.

Während die Stiftchen Farbstoffen gegenüber also das gleiche Verhalten zeigen wie die äußere Chitinschicht, reagieren sie auf die Diaphanol-Chlorzink-Jodprobe ebenso negativ wie die inneren Lagen der Körpercuticula. Für diesen Widerspruch gibt es nur eine Möglichkeit der Erklärung: Die Methode ergibt keine restlose Reaktion auf Chitin, d. h. es gibt Chitin, das durch das Reagenz nicht violett gefärbt wird. Die Erkennung der chemischen Zugehörigkeit der Stiftsubstanz ist also durch derart einfache Methoden nicht zu erreichen, sondern setzt die Anwendung feinster chemischer Untersuchungen voraus.

Nun hat Eggers (1924) eine mögliche phylogenetische Reihe der Stiftchen verschiedener Johnstonscher Organe gegeben. Eggers geht davon aus, daß der Sinneszellenfortsatz ursprünglich bis zum Integument reichte ohne besondere Differenzierungen, daß dann etwas vom Integument entfernt Verdickungen auftraten, die sich vermehrten und schließlich zu einem solideren Gebilde, nämlich dem Stiftchen, zusammentraten. Wollte man den Gedankengang fortsetzen, so wäre an das Ende dieser Reihe eine Erscheinungsform zu stellen, bei der ein distaler Fortsatz des Stiftes zum Integument hin, der Endfaden, vollkommen fehlt und auch die Verbindung durch die Kappenzelle und akzessorische Zellen verloren ist, wie wir sie etwa bei den Locustiden und Grylliden finden. Ich möchte diese Reihe zunächst vom morphologischen Standpunkt aus als gleitende Reihe bezeichnen (siehe oben). Sie hat aber in bezug auf die Phylogenie einen hohen Grad der Wahrscheinlichkeit für sich, da der letzte Typus fast nur in hoch entwickelten Scoloparien angetroffen wird, wie auch die entsprechenden Befunde vorliegender Arbeit zeigen.

Über die Berechtigung, in dieser »gleitenden« eine phylogenetische Reihe zu sehen, werden erst entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu entscheiden haben. Wenn es nämlich gelingen sollte, in der ontogenetischen Entwicklung der Stiftchen vom letzten Typus Erscheinungsformen der andern Typen nachzuweisen, so wäre für diese Berechtigung ein vollgültiger Beweis erbracht. Die einzige bisher erschienene Arbeit

über die Ontogenese der Scolopalorgane von Schön (1911) läßt in dieser Beziehung leider gar keine Schlüsse zu. Sollten weitere Arbeiten die Bestätigung dieser oder ähnlicher Reihen ergeben, so wäre damit auch weiterhin ein wichtiger Hinweis auf die cuticulare Natur der Stifte gegeben.

Wenn ich zum Schluß die Hoffnung aussprechen darf, durch vorliegende Arbeit etwas zur Erkennung der auf dem Gebiete der stiftführenden Sinnesorgane noch vorhandenen Probleme beigetragen zu haben, so möchte ich nicht verfehlen, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen allen denen, die mir mit Rat und Tat zur Seite standen. In erster Linie gilt mein Dank meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Korschelt für das gütige Wohlwollen, das er mir sowohl persönlich wie auch in bezug auf meine Arbeit dauernd entgegenbrachte. Herrn Dr. v. Haffner bin ich für seine liebenswürdige Unterstützung und manchen wertvollen Rat sehr zu Danke verpflichtet. Für die Liebenswürdigkeit, mich mit dem Inhalt seines Werkes vor dessen Erscheinen bekannt zu machen, sage ich Herrn Prof. Dr. Eggers auch an dieser Stelle meinen besten Dank. Leider war es mir nicht möglich, alle Einzelheiten zu berücksichtigen, da ich meine Arbeit zum Abschluß bringen mußte. Bei Fertigstellung der Arbeit standen mir außerdienstlich die Einrichtungen des Tharandter Zoolog. Institutes zur Verfügung, wofür ich Herrn Prof. Dr. Prell meinen besten Dank ausspreche. Herr Gassmann vom Zoolog. Institut in Marburg war mir bei Beschaffung des Materials und bei der Unterhaltung der Zuchten in dankenswerter Weise behilflich.

Erklärung der Zeichen an den Abbildungen.

a, außen;
ADist, Anheftungsstelle des Distalorgans;
AFl, Außenfläche;
A Subg, Anheftungsstelle des Subgenualorgans;
äHk, äußere Hinterkante;
ä Sc Subg, äußere Scolopidien des Subgenualorgans;
äVk, äußere Vorderkante;
Ax, Achsenfaden;
acc Z, akzessorische Zellen;
Anschw, wadenförmige Anschwellung der Tibia bei *Dixippus*;
Bdgeweb, bindegewebsartige Zellen;
BK, Blutkanal;
Bltk, Blutkörperchen;
bR, basale Ringbandzone;
BN, Beinnerv;
Chw, Chitinwulst;
Crista, Crista acustica der Locustiden;
dA SubgN, distaler Ast des Subgenualnerven;
Dist, Distalorgan;
dist Sc Dist, distale Scolopidien des Distalorgans;
DM, Deckmembran;
Endf, Endfaden;

fas Hyp, faserig ausgebildete Hypodermis;
Fe, Femur;
h, hinten;
HFl, Hinterfläche;
hIFl, hintere Innenfläche;
HTr, Haupttrachee;
Hz, Hüllzelle;
HzK, Hüllzellkern;
Hyp, Hypordermis;
i, innen;
IK, Innenkante;
IMD, Insertion des Distalorgans;
IM Subg, Insertionsmembran der vorderen Scolopidien des Subgenualorgans;
i Sc Subg, innere Scolopidien des Subgenualorgans;
iVk, innere Vorderkante;
KaccZ, Kerne der akzessorischen Zellen;
KK, Kopfkanal;
Kut, Cuticula;
Kz, Kappenzelle;
KzK, Kern der Kappenzelle;
MatrZ, Zellen der Matrix;
Mb, Muskelbündel;
MK, Muskelkanal;
mR, mittlere Ringbandzone;
NeurK, Kerne der Neurillemmscheide;
NTr1, Nebentrachee 1;
NTr2, Nebentrachee 2;
Plbr, Plasmabrücken;
Sc, Scolopidium;
pr ScDist, proximale Scolopidien des Distalorgans;
ScDist, Scolopidien des Distalorgans;
Sc Subg, Scolopidien des Subgenualorgans;
St, Stiftchen;
Sz, Sinneszellen;
Szf, Sinneszellenfortsatz;
Sz Dist, Sinneszellen des Distalorgans;
Sz Subg, Sinneszellen des Subgenualorgans;
Subg, Subgenualorgan;
SubgN, Subgenualnerv;
Ti, Tibia;
Trach, Trachealorgan der Grylliden;
Tr, Trachee;
TrM, Intima der Trachee;
TN, Tympanalnerv;
v, vorn;
V, Vacuole;
VFl, Vorderfläche;
vIFl, vordere Innenfläche;
Vorw, Vorwölbung der Außenseite der Tibia bei *Dixippus*;
v Sc Subg, vordere Scolopidien des Subgenualorgans;
vTr, vordere Trachee;
WR, Wandrippen;
Zwisch, Zwischenorgan der Locustiden.

Literaturverzeichnis.

Adelung, N. v., 1892: Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 54.

Berlese, A., 1909: Gli Insetti. Mailand.

Bolles Lee, A.: Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII.

Brunner v. Wattenwyl, K. und Redtenbacher, J., 1908: Die Insektenfamilie der Phasmiden. Leipzig.

Bugnion, E., 1914: Die Hexapoda in Langs Vergleichender Anatomie der wirbellosen Tiere.

Burmeister, 1832: Handbuch der Entomologie. Berlin.

Child, C. M., 1894: Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zool. Anz. Bd. XVII.

Claus, 1875: Über das Gehörorgan der Heteropoden. 48. Tagebl. d. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte, Graz.

Deegener, P., 1913: Die Sinnesorgane in Schröders Handbuch der Entomologie. Jena.

Demoll, R., 1917: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig.

Eggers, Fr., 1923: Ergebnisse von Untersuchungen am Johnstonschen Organ der Insekten und ihre Bedeutung für die allgemeine Beurteilung der stiftführenden Sinnesorgane. Zool. Anz. Bd. LVII.

— 1924: Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. Z. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere. Bd. II.

— 1928: Die stiftführenden Sinnesorgane. Berlin.

Friedrich, H., 1927, 1928: Untersuchungen über die tibialen Sinnesapparate in den mittleren und hinteren Extremitäten von Locustiden. 1 u. 2. Zool. Anz. Bd. LXXIII u. LXXV.

Graber, V., 1872: Bemerkungen über die Gehör- und Stimmorgane der Heuschrecken und Cicaden. Wiener Sitzungsber. Math. Nat. Kl. Bd. LXVI, Abt. 1.

— 1875: Über Gehörorgane der Insekten. 48. Tagebl. d. Naturf. Vers. Graz.

— 1876: Die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren. Denkschr. d. Acad. d. Wissensch. Bd. XXXVI, Abt. 2. Wien.

— 1881: Über die stiftführenden und chordotonalen Sinnesorgane bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. 4.

— 1882: Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. mikr. Anat. Bd. XX, XXI.

Hensen, V.: Das Gehörorgan von Locusta. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI.

Herbig, C.: Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von Gryllus domesticus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI.

Hesse, R., 1913: Anatomie der Sinnesorgane in Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena

Imms, A. D., 1924: A general Textbook of Entomology. London.

Leydig, 1855: Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. f. Anat. u. Physiol.

— 1860: Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol.

Naef, A., 1917: Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena.

— 1919: Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena.

Oyen, L., 1901: Der chordotonale Sinnesapparat des Bazillus Rossi. Diss. Leipzig.

Packard, A. S., 1898: A textbook of Entomology. The Macmillan Company, New York.

Pflugstaedt, 1912: Die Halteren der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C.

Plate, L., 1924: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Jena.

Rath, O. vom, 1888: Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI.

Siebold, 1844: Über das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. Wiegmanns Arch. f. Naturgeschichte.

Sihler, H., 1924: Die Sinnesorgane an den Cerci der Insekten. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XLV.

Snodgrass, R. E., 1924: The Morphology of Insekts sense organs and the sensory nervous system. Smithonian Miscellaneous Collections. Vol. LXXVII, no. 8.

Schmidt, O.: Die Gehörorgane der Heuschrecken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.

Schön, A., 1911: Bau und Entwicklung des tibialen Chordotonalorgans bei der Honigbiene und bei Ameisen. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XXXI.

Schulze, P., 1924: Nachweis und Verbreitung des Chitins. Z. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere. Bd. II.

Schwabe, J., 1906: Beiträge zur Morphologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica XX.

Vogel, R., 1912: Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel 2. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C.

— 1923: Über ein tympanales Sinnesorgan, das mutmaßliche Hörorgan der Singcicaden. Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXVII.

Wacker, Fr., 1925: Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. 4. Bd. IV.

Lebenslauf.

Ich, Hermann Heinrich Otto Friedrich, wurde am 5. Juni 1906 in Essen geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit.

Von Ostern 1912 bis Ostern 1915 besuchte ich die Vorschule der Städtischen Krupp-Oberrealschule, trat dann in die Sexta derselben Anstalt ein und verließ die Schule mit dem Zeugnis der Reife im März 1924.

Vom Wintersemester 1924/25 bis zum Sommersemester 1925 einschließlich studierte ich an der Universität Bonn Naturwissenschaften, insbesondere Zoologie, Botanik, Chemie, Physik und Geologie, vom Wintersemester 1925/26 an bis zum Wintersemester 1927/28 einschließlich in Marburg hauptsächlich Zoologie, Botanik und Geologie. Im April 1928 trat ich im Auftrage des Herrn Prof. Dr. Prell eine mehrwöchige Reise nach Ungarn und Rumänien an und studierte nach meiner Rückkehr in Tharandt an der Forstlichen Hochschule Forstzoologie.

Das Rigorosum bestand ich am 12. Dezember 1928. Seitdem halte ich mich als Assistent in Tharandt auf.

Meine akademischen Lehrer waren:

in Bonn: Prof. Dr. Hesse, Prof. Dr. Fitting, Prof. Dr. Simon, Geh. Rat Prof. Dr. Steinmann, Prof. Dr. Konen und Geh. Rat Prof. Dr. Pfeiffer;

in Marburg: Geh. Rat Prof. Dr. Korschelt, Prof. Dr. Claussen, Prof. Dr. Wedekind und Dr. v. Haffner.

Ihnen allen bin ich zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.